

Die Gewebe der Gefäßpflanzen

Peter Nick

Inhaltsverzeichnis

- 2.1 Gewebe: Begriffe und evolutionärer Ursprung – 100**
- 2.2 Bildungsgewebe (Meristeme) – 105**
 - 2.2.1 Apikale (Scheitel-)Meristeme und Primärmeristeme – 108
 - 2.2.2 Laterale Meristeme (Cambien) – 112
- 2.3 Dauergewebe – 113**
 - 2.3.1 Parenchym – 113
 - 2.3.2 Abschlussgewebe – 115
 - 2.3.3 Festigungsgewebe – 125
 - 2.3.4 Leitgewebe – 127
 - 2.3.5 Drüsenzellen und -gewebe – 131
- Quellenverzeichnis – 135**

Nick, P. 2021 Die Gewebe der Gefäßpflanzen. In: Kadereit JW, Körner C, Nick P, Sonnewald U. Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften. Springer Berlin Heidelberg, p. 99–136.

► https://doi.org/10.1007/978-3-662-61943-8_2

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2021
J. W. Kadereit et al., *Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften*,
https://doi.org/10.1007/978-3-662-61943-8_2

2.1 Gewebe: Begriffe und evolutionärer Ursprung

2

Ein Verband gleichartiger Zellen wird als **Gewebe** bezeichnet. Die Gleichartigkeit bezieht sich in erster Linie auf das Aussehen der Zellen, aber auch auf ihre physiologischen Leistungen. Gewebe sind also primär morphologische Einheiten, die zusammenwirken, um bestimmte Funktionen zu erfüllen. Die so gebildeten funktionellen Einheiten werden als **Organe** bezeichnet; diese sind demnach nicht nur aus mehreren Zellen, sondern häufig auch aus mehreren Geweben aufgebaut. Während sich die **Cytologie** mit der Struktur von Lebensformen auf der Ebene der Zellen befasst, wird das Studium der Gewebe als **Histologie** (griech. *histós*, Gewebe) bezeichnet. Da beide Ebenen der Organisation jedoch eng miteinander verbunden sind, verliert die früher streng gehandhabte Abgrenzung von Cytologie und Histologie immer mehr an Bedeutung.

Da die Histologie vor allem durch die Fortschritte von Lichtmikroskopie und Färbetechniken begründet wurde (► Abschn. 1.1.2), stand am Anfang die Gestalt gewebebildender Zellen, also ihre Umrissform, im Brennpunkt: Ungefähr isodiametrische Zellen und Gewebe aus solchen werden als **parenchymatisch**, besonders lang gestreckte Zellen und Fasergewebe als **prosenchymatisch** bezeichnet. Während in parenchymatischen Geweben keine Raumrichtung hervorgehoben ist (**Isotropie**), besitzen prosenchymatische Gewebe z. B. hinsichtlich ihrer mechanischen Festigkeit eine Vorzugsrichtung, eben die Längsrichtung ihrer parallel gelagerten Zellen (**Anisotropie**). Neben diesen beiden Basisformen gibt es noch die flächige Plattenform, die vor allem in Hautgeweben auftritt (epidermale Zellform). Hinsichtlich Gestalt und Leistung abweichende Zellen in sonst einheitlichen Geweben werden **Idioblasten** genannt (■ Abb. 2.11).

Je reichhaltiger die Gewebegliederung eines Organismus ist, desto höher ist der von ihm erreichte Differenzierungsgrad seiner Zellverbände, was sich auf der funktionellen Ebene in einer besonders ausgeprägten Arbeitsteilung widerspiegelt. Die **Organisationshöhe** eines Organismus entspricht damit der Zahl der beteiligten Zell- und Gewebearten. Die stammesgeschichtliche Entwicklung des Pflanzenreichs ist im Allgemeinen von einfacheren zu immer höher organisierten, häufig auch größeren Formen fortgeschritten: Viele Algen erreichen nur geringe Differenzierungsgrade. Im einfachsten Fall können alle Zellen des Vegetationskörpers sämtliche Lebensfunktionen einschließlich der Fortpflanzung ausführen. Bei komplexer gebauten Algen und den Moosen lassen sich bereits mehrere verschiedene Gewebe unterscheiden. Die größte Gewebevielfalt im Pflanzenreich wird bei den Gefäßpflanzen erreicht. Daher ist die allgemeine Übersicht über Pflanzengewebe in diesem Ka-

pitel auf die Gewebe der Gefäßpflanzen beschränkt. Diese in der Gesamtheit klar heraustretende Gesetzmäßigkeit darf jedoch nicht unbesehen auf die Details übertragen werden. Auch während der Evolution der Pflanzen hat es immer wieder Fälle einer sekundären Vereinfachung gegeben. Ähnlich wie bei Tieren sollte man daher mit der Gleichsetzung von „einfach organisiert“ und „ursprünglich“ vorsichtig sein.

Ein Charakteristikum der am höchsten organisierten und phylogenetisch am höchsten entwickelten, erdgeschichtlich jüngsten Gefäßpflanzen, der Samenpflanzen (Spermatophyten), ist eine klare Trennung von Bildungsgeweben (Meristemen) und Dauergeweben. Die Funktion der **Meristeme** (griech. *merizein*, teilen) besteht in der Produktion von Somazellen (griech. *sóma*, Körper). Die Zellen der **Dauergewebe** sind dagegen teilungsinaktiv und auf bestimmte Leistungen spezialisiert. Meristemzellen durchlaufen den Zellzyklus in rascher Folge (► Abschn. 1.2.4.5 und ► Abschn. 11.2.1), wogegen die Zellen von Dauergeweben normalerweise in der G_1 -Phase arretiert sind (G_0 -Phase). Außerdem sind die meristematischen Zellen an Spross- und Wurzelspitzen noch ohne Zentralvakuolen, klein und zartwandig. Dauergewebezellen sind viel größer. Ihr Volumen kann das embryonaler Zellen um mehr als das 1000-Fache übertreffen. In ihnen sind Zentralvakuolen aber auch schon Primärwände fertig ausgebildet. Während die Meristemzellen durch Vermehrung der Trockensubstanz wachsen (**embryonales** oder **Plasmawachstum**), beruht die Zellvergrößerung beim Übergang zu Dauerzellen vor allem auf Vakuolenvergrößerung (**postembryonales** oder **Streckungswachstum**; vgl. ► Abschn. 11.2.2). Die embryonalen Zellen der Spitzenmeristeme von Sprossen und Wurzeln (**apikale Meristeme**) und ihre unmittelbaren Abkömmlinge in den **Primärmeristemen** haben also das Streckungswachstum noch vor sich, die Zellen der Dauergewebe dagegen hinter sich. Streckungswachstum ist typisch für Pflanzenzellen, bei Tieren gibt es keine direkt vergleichbare Form der Zellexpansion. Da die Phase des postembryonalen Wachstums im Allgemeinen rasch durchlaufen wird, können Pflanzen („Gewächse“) bei gleichem Energieverbrauch viel schneller wachsen als Tiere. Die Differenzierung von meristematischen in Dauerzellen ist keine Einbahnstraße. Dauerzellen können reembyonalisiert werden und **sekundäre Meristeme (Folgermeristeme)** bilden. Das geschieht nicht nur während der Wundheilung (Regeneration), sondern auch im Zuge normaler Entwicklungsvorgänge. Diese Reembyonalisierung wurde früher als Dedifferenzierung bezeichnet. Dieser Ausdruck ist aber irreführend, da solche sekundär entstandenen meristematischen Zellen hinsichtlich der Genexpression, der metabolischen Leistungen und auch ihrer Feinstrukturen noch Spuren ihres einstigen Differenzierungszustands beibehalten. Selbst

für primäre Meristeme ist die Aussage, sie seien nicht differenziert, schlichtweg falsch – verschiedene Regionen eines Wurzelmeristems unterscheiden sich deutlich bezüglich Morphologie, Genaktivität und vor allem auch der Zelltypen, die sie hervorzubringen vermögen.

Auch wenn Pflanzenzellen während der meisten Zeit ihrer Existenz differenziert sind, selbst wenn sich diese Differenzierung erst auf den zweiten Blick erschließt, fällt doch auf, dass sie im Vergleich zu den Zellen der Metazoen (vielzellige Tiere) viel flexibler sind. Im Grunde ist jede beliebige Pflanzenzelle in der Lage, wieder einen gesamten Organismus hervorzubringen. Diese **Totipotenz** ist bei den Metazoen auf die befruchtete Eizelle beschränkt. Erst in jüngster Zeit gelang es durch gentechnische Manipulation **induzierte pluripotente Stammzellen** zu erzeugen, die wenigstens teilweise die flexible Differenzierung von Pflanzenzellen nachzuahmen vermögen – ein wichtiger Schritt für die Bestätigung der **Zelltheorie** auch für die vielzelligen Tiere (vgl. ► Abschn. 1.1.1).

Der umfassendste Differenzierungsschritt bei der Entstehung eines vielzelligen Tiers ist die Trennung von Keimbahn und Soma. Schon bei der ersten Teilung entstehen zwei unterschiedliche Tochterzellen. Aus der einen Zelle (der Keimbahnmutterzelle) werden viele Teilungen später die Keimzellen entstehen, während die andere Tochterzelle keine Keimzellen bildet. Solche asymmetrischen Entscheidungen treten auch später immer wieder in der Nachkommenschaft der Keimbahnmutterzelle auf. Letztendlich gibt es also eine Abstammungslinie, die von der befruchteten Eizelle zur Keimzelle führt. Diese Abstammungslinie wird als **Keimbahn** bezeichnet und sichert so die Kontinuität („Unsterblichkeit“) der Fortpflanzungslinie, während alle abzweigenden Zellen den vielzelligen, aber sterblichen Körper (Soma) bilden.

Diese von dem Entwicklungsbiologen und Genetiker **August Weismann** (1834–1914) entdeckte Keimbahn-Soma-Differenzierung fehlt bei den vielzelligen Pflanzen fast vollkommen. Bei ihnen ist also völlig offen, welche Zellen des frühen Embryos später einmal die Keimbahn hervorbringen werden. Aufgrund ihrer photosynthetischen Lebensweise müssen Pflanzen ihre Oberfläche nach außen hin vergrößern, was zur Folge hat, dass sie schon früh in der Evolution die Fähigkeit zur Fortbewegung verloren haben. Auf widrige Umweltbedingungen vermögen sie daher nur mit Anpassungen, etwa Änderungen ihrer Gestalt, zu reagieren (ein aus dem Alltag bekanntes Beispiel sind die in die Länge schießenden, vergeilenden, Grashalme, die sich nach einigen Tagen unter einem Zeltboden bilden). Eine strikte Festlegung von Keimbahn und Somazellen hätte hier in der Evolution keinen Bestand gehabt. Dennoch gibt es zwei Beispiele, die gewisse Ähnlichkeiten mit der Keimbahn-Soma-Differenzierung aufweisen und daher als Rudi-

mente eines ursprünglichen Zustands angesehen werden könnten:

- Bei der einfachen Kugelalge *Volvox* findet sich eine Trennung zwischen zwei Zelltypen, von denen nur einer in der Lage ist, über eine Teilung Tochterkugeln zu bilden, während der andere Zelltyp bei der Freisetzung der Tochterkugeln abstirbt (Ernst Häckel nannte *Volvox* daher scherzhaft „die erste Leiche der Evolution“).
- Bei der ersten Teilung der Zygote der Samenpflanzen wird eine große, basale und stark vakuolisierte Zelle von einer kleinen, mit dichtem Cytoplasma ausgestatteten, apikalen Tochterzelle getrennt. Die vakuolisierte, basale Zelle bildet später den Suspensor, eine embryonale Nährstruktur, die schließlich abstirbt, während die kleine, apikale Zelle den eigentlichen Embryo hervorbringt.

Auch wenn es nahe liegt, diese Fälle als Reste einer ursprünglichen Keimbahn-Soma-Differenzierung zu deuten, zeigt eine genauere Betrachtung, dass es sich hier um sekundär entstandene, also abgeleitete Strukturen handelt. Dies hat damit zu tun, wie Vielzelligkeit bei Pflanzen als Voraussetzung für die Bildung von Geweben entstanden ist (► Exkurs 2.1).

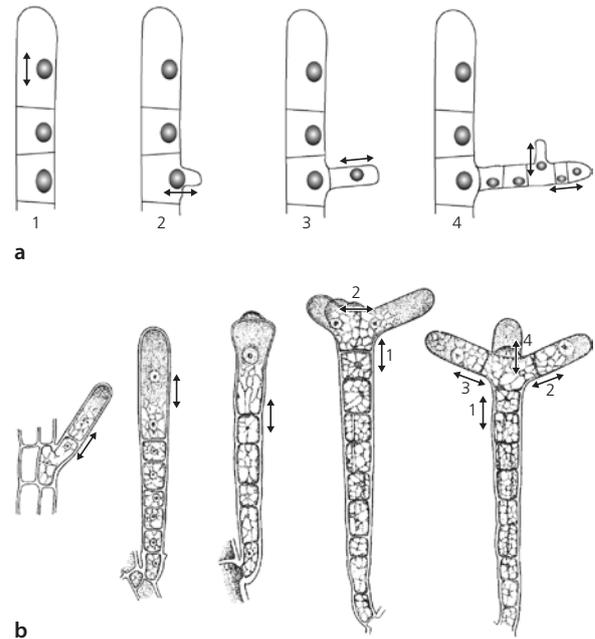
Zwischen der funktionellen Differenzierung einzelner Zellen in einer Kolonie und einem komplex gestalteten Vielzeller scheint ein weiter Weg zu liegen. Aufgrund der durch die Vielzelligkeit erleichterte Modularität (jede Zelle ist quasi ein Legobaustein, der wiederholt und abgewandelt wird, wodurch auf einfache Weise eine Vielzahl von Formen möglich werden) wurde dieser Weg verhältnismäßig rasch durchschritten:

Schon früh entstanden fädige Kulturen, bei denen sich die Einzelzellen entlang einer vorgegebenen Achse teilen. Diese festgelegte Teilungsrichtung folgt vermutlich mechanischen Gegebenheiten, wie eine gemeinsame Gallerthülle, die Teilungen in Querrichtung energetisch ungünstiger werden lassen, wie es schon bei den Kolonien der fädigen Cyanobakterien zu beobachten ist. Bei eukaryotischen Pflanzen wird die Teilungsachse jedoch von den kortikalen Mikrotubuli aktiv gesteuert (► Abb. 1.14A), die über die Steuerung der Cellulosestruktur in der Zellwand das Zellwachstum ausrichten (und zwar senkrecht zur Richtung der Mikrotubuli), was zur Folge hat, dass auch die neue Querwand in Querrichtung eingezogen wird. Die fädige Organisation gleichartiger Zellen ist bei vielen Chlorophyceen weit verbreitet und wird als **trichale Organisationsstufe** (griech. *thrix* Faden) bezeichnet. Ein klassisches Beispiel ist der Wasserfaden *Ulothrix*, bei dem die Teilungsaktivität in der Regel diffus über die ganze Kolonie verteilt ist. Infolge einer funktionellen Differenzierung kann sie jedoch auf die Spitze des Fadens begrenzt sein, sodass

eine **einschneidige Scheitelzelle** entsteht, die nach Art einer Stammzelle asymmetrische Teilungen durchläuft. Die basal gelegene Tochterzelle verliert die Teilungsfähigkeit, während die apikal gelegene Tochterzelle die Stammzellhaftigkeit beibehält. Solche einschneidigen Scheitelzellen sind nicht nur bei vielen trichalen Chlorophyceen zu finden, sondern auch in den frühen Phasen der Entwicklung von Moosen oder auch Farnen.

Im nächsten Schritt werden die Mikrotubuli in regelmäßiger Weise umorganisiert oder bisweilen zeitweilig aufgelöst, sodass die Teilungsachse um 90° kippt. Aus einer fädigen Kolonie entstehen so verzweigte Gebilde. Wiederholt sich dieser Vorgang in der jeweiligen Verzweigung, bilden sich auf diese Weise rasch sehr komplexe Strukturen mit Zweigen erster und zweiter Ordnung (■ Abb. 2.1). Die so gebildeten Formen erinnern an den komplexen Aufbau von Bäumen, obwohl sie durch einen sehr einfachen Mechanismus (rhythmisches Kippen der Teilungsachse einer einschneidigen Scheitelzelle infolge regelmäßiger Auflösung der kortikalen Mikrotubuli) entstanden sind.

Folgen solche Änderungen der Teilungsachse unmittelbar aufeinander, entsteht keine Verzweigung, sondern eine flächige Struktur. Die Scheitelzelle ist nun also zweiseitig und gliedert jeweils nach links und nach rechts Tochterzellen ab, sodass ein flächiges Gewebe entsteht. Solche zweiseitigen Scheitelzellen finden sich etwa bei der Braunalge *Dictyota dichotoma*, aber auch in vielen Prothallien (Gametophyten) von Farnpflanzen. Wenn nun, in einem weiteren Schritt, die Teilungsebene räumlich in Schritten von jeweils 60° um die Hauptachse der Scheitelzelle herumwandert, entsteht nicht mehr eine Fläche, sondern ein echter dreidimensionaler Körper. Solche dreischneidigen Scheitelzellen finden sich z. B. in den Gametophyten der Moose, aber auch im Apikalmeristem von Farnpflanzen



■ **Abb. 2.1** Entstehung komplexer Verzweigungsmuster durch einfache rhythmische Änderungen im Verhalten von Scheitelzellen. **a** Schematische Folge der (vermutlich durch Mikrotubuli bestimmten) Teilungsebene. (1) Eine einschneidige Scheitelzelle führt zu fädigem Wachstum. (2) und (3) Die transiente Stammzellaktivität in der subapikalen Zelle führt zu Verzweigung. (4) Die Aktivierung eines Stammzellverhaltens in einer subapikalen Zelle einer Verzweigung führt zu einer Verzweigung zweiter Ordnung und damit zu einer dreidimensionalen Architektur. **b** Hierarchische Verzweigung bei der Braunalge *Sphacelaria fusca*. (Aus Schmit und Nick 2008)

(■ Abb. 2.4). Wenn sich solche dreischneidigen Scheitelzellen vervielfachen, so dass sich die Zahl der gebildeten Tochterzellen ebenfalls vervielfacht, ist der Schritt zu einem echten Bildungsgewebe (Meristem) vollzogen.

Exkurs 2.1 Wege zur Vielzelligkeit

Die Zelltheorie besagt im Grunde, dass Zellen notwendig, aber auch hinreichend sind, um das hervorzubringen, was wir „Leben“ nennen. In der Tat sind zahlreiche Lebensformen einzellig und außerordentlich erfolgreich, was sich auch daran erkennen lässt, dass es keine Region auf diesem Planeten gibt, die nicht von solchen Einzellern besiedelt wäre. Vielzelligkeit ist also keine Notwendigkeit, dennoch ist sie nach heutigen Erkenntnissen mehr als 20 Mal unabhängig voneinander entstanden. Dies deutet darauf hin, dass Vielzelligkeit große selektive Vorteile mit sich bringt, von denen zwei auf der Hand liegen:

- Wer vielzellig ist, kann groß werden. Wer groß ist, wird weniger leicht gefressen.
- Wer vielzellig ist, kann eine Arbeitsteilung entwickeln.

Diese beiden Vorteile der Vielzelligkeit sind nicht notwendigerweise miteinander gekoppelt. Es gibt, vor allem bei den Algen, sehr viele Beispiele für Kolonien gleichartiger und in keinsten Weise voneinander differenzierter Zellen, die zudem problemlos aus der Kolonie herausgelöst und als Einzelzellen weiterkultiviert werden können. Solche Zellkolonien entstehen in der Regel dadurch, dass die Tochterzellen einer Teilung sich nicht voneinander trennen, sondern durch eine gallertartige Hülle miteinander verbunden bleiben. Trotz fehlender Arbeitsteilung bringt diese „koloniale“ Lebensweise große Vorteile, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man einem Rädertierchen (Rotatorium) dabei zusieht, wie es einzellige Grünalgen mühelos verschlingt, die mehrzelligen Kolonien aber

verschmäht. Ein weiterer Vorteil großer Organismen liegt darin, dass sie Schwankungen der Umweltbedingungen leichter auffangen können als kleine Lebensformen.

Wenn Größe mit besseren Überlebenschancen verknüpft ist, gäbe es jedoch noch einen zweiten Weg zum Ziel: das Heranwachsen von einzelnen Zellen zu Riesenzellen. In der Tat können Pflanzenzellen durch die Aufnahme von Wasser in ihre Vakuole eine beachtliche Größe erreichen. Die Stielzellen der den Wirtelalgen (Polyphysaceae) zugehörigen Schirmalge *Acetabularia acetabulum* können etwa 5 cm Länge erreichen, die Internodialzellen der Armleuchteralge (*Chara*) gar 15 cm. Die Länge der meisten Pflanzenzellen liegt jedoch im Bereich von 50 bis 100 μm . Diese offensichtliche Begrenzung der Zellgröße ist in der Geometrie begründet. Betrachten wir der Einfachheit halber eine Zelle als Kugel, dann gilt für die Oberfläche O und das Volumen V :

$$O = 4\pi r^2 \text{ und } V = \frac{4}{3}\pi r^3$$

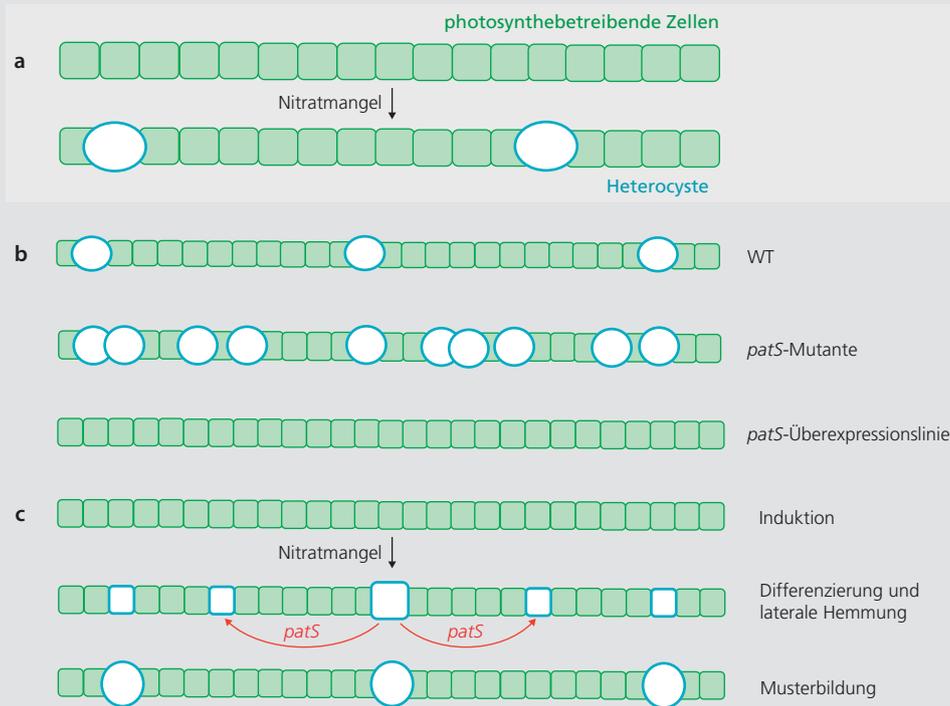
Verdoppelt sich also der Radius der Kugel, dann nimmt die Oberfläche dieser Kugel um den Faktor 4 zu und das Volumen wächst gleichzeitig um den Faktor 8. Da die Versorgung einer Zelle mit Wasser und Nährstoffen über die Oberfläche erfolgt, der Verbrauch einer Zelle jedoch mit dem Volumen korreliert, wird das Verhältnis der Oberfläche zum Volumen immer ungünstiger, je größer die Zelle ist. Durch die Teilung pflanzt sich eine Zelle also nicht nur fort, sondern sie stellt auch wieder ein günstigeres Verhältnis von Versorgung und Verbrauch her. Mit wenigen Ausnahmen (die wiederum besondere Anpassungen erforderten) wurde also die evolutionär vorteilhafte Größenzunahme nicht durch Groß-, sondern durch Vielzelligkeit erreicht.

Gelegentlich wird eine solche Kolonienbildung als einfache Vielzelligkeit bezeichnet und einer komplexen Vielzelligkeit gegenübergestellt, bei der auch der zweite Selektionsvorteil, die **funktionelle Differenzierung**, zum Tragen kommt. Diese klassische Zweiteilung wird aber seit einigen Jahren zunehmend infrage gestellt, weil Übergangsformen bekannt geworden sind, bei denen die funktionelle Differenzierung nur unvollständig oder nur zu bestimmten Zeiten auftritt. Funktionelle Differenzierung bedeutet, dass eine Zelle bestimmte Funktionen verstärkt (**hyperzelluläre Funktionen**), was zur Folge hat, dass andere Funktionen (**hypozelluläre Funktionen**) abgeschwächt werden. Eine Einzelzelle mit derartigen Veränderungen wäre gegenüber anderen Zellen, die diese Veränderungen nicht aufweisen, im Nachteil und würde daher durch Selektion ausgemerzt. In einer Zellkolonie jedoch können die Veränderungen einer einzelnen Zelle nicht nur aufgefangen werden, indem sich eine Nachbarzelle in genau entgegengesetzter Richtung verändert, vielmehr ist die Zellkolonie als Ganzes im Vorteil, weil nun jede der beiden Zellen ihre hyperzelluläre

Funktion mit großer Effizienz ausüben kann. Genetische Veränderungen, die solche abgestimmten Differenzierungen begünstigen, würden daher positiv verstärkt und sich daher schnell durchsetzen. Dieses Gedankenexperiment, das durch vielzählige Beispiele aus den verschiedenen „Algen“ unterstützt wird, zeigt gleichzeitig eine wichtige Voraussetzung für die funktionelle Differenzierung auf: die Kommunikation der Zellen untereinander über Signale. Dies zeigt sich auch dadurch, dass in den meisten echten pflanzlichen Vielzellern das Cytoplasma der Einzelzellen durch Plasmodesmen verbunden ist. Im Grunde stellen pflanzliche Vielzeller also einen gigantischen Symplasten dar, der durch Zellwände untergliedert, aber eben nicht vollständig in einzelne Zellen abgetrennt wird. Die symplastische Kopplung ist jedoch nicht der einzige Weg, wie bei vielzelligen Pflanzen die Kommunikation zwischen den sich differenzierenden Zellen gewährleistet wird. Ein Großteil der Zell-Zell-Kommunikation vollzieht sich durch chemische Botenstoffe, die in Anlehnung an das Hormonkonzept der Tiere häufig als Phytohormone bezeichnet und in ▶ Abschn. 12. besprochen werden.

Eindrückliche Beispiele solcher durch chemische Kommunikation gesteuerter Arbeitsteilung finden sich schon bei den Cyanobakterien, also den prokaryotischen Vorläufern der Chloroplasten (▶ Abschn. 1.2.9). Hier lässt sich sehr klar die Koordination von hyper- und hypozellulären Funktionen aufzeigen. Übrigens zeigt das folgende Beispiel auch, dass komplexe Vielzelligkeit kein Privileg der Eukaryoten ist:

In vielen fädigen Cyanobakterien (früher aufgrund ihrer Färbung durch das Pigment Phycocyanin als Blaualgen bezeichnet) wird als Reaktion auf Nitratmangel das Enzym **Nitrogenase** gebildet, das in der Lage ist, Luftstickstoff zu Ammonium zu reduzieren (eine Art zellulärer Haber-Bosch-Reaktion, die bei Raumtemperatur und normalem Druck ablaufen kann). Dies befähigt diese als Kolonien von Einzelzellen organisierten Organismen dazu, trotz der Mangelbedingungen weiterhin Aminosäuren bilden zu können. Die Nitrogenase ist in der Evolution sehr früh entstanden, zu einer Zeit, als die Atmosphäre noch reduzierend war, also kein Sauerstoff enthielt. Zur Zeit ihrer Entstehung fehlte demnach der Selektionsdruck, sie vor der oxidativen Wirkung von Sauerstoff zu schützen. Nach der Entstehung der Photosynthese bildete das Photosystem II durch die Spaltung von Wasser als Elektronendonator jedoch nennenswerte Mengen an molekularem Sauerstoff, der das Enzym inaktiviert. Es ist daher chemisch unmöglich, die Stickstoffbindung und die Photosynthese in ein und derselben Zelle ablaufen zu lassen. Die hyperzelluläre Funktion der Nitrogenaseexpression hat also zur Folge, dass die Photosynthese als hypozelluläre Funktion herunterreguliert wird, sodass die Heterocyste, in der die Stickstofffixierung erfolgt, über Assimilate der Nachbarzellen ernährt werden muss und im Gegenzug



■ **Abb. 2.2** Musterbildung der Heterocysten bei dem Cyanobakterium *Anabaena*. **a** Entstehung von Heterocysten als Reaktion auf Nitratmangel. In den Heterocysten wird die Nitrogenase exprimiert und die Photosynthese herunterreguliert. Zwei Heterocysten besitzen einen Mindestabstand von etwa zehn Zellen. **b** Veränderung der Musterbildung infolge der veränderten Expression des Signalpeptids *patS*. Bei einem Ausfall der Genfunktion infolge einer Mutation werden zusätzliche Heterocysten gebildet, oft in unmittelbarer Nachbarschaft. Nach der Überexpression des Gens *patS* entstehen selbst bei Nitratmangel keine Heterocysten. **c** Modell der Heterocystenmusterung. Durch Nitratmangel wird die Differenzierung zu Heterocysten aktiviert. Dies erfolgt zufällig und ist anfangs auch reversibel. Manche Zellen differenzieren sich früher, andere später. Ist die Differenzierung fortgeschritten, wird das hemmende Peptid *patS* gebildet und sezerniert. Dies unterdrückt die Differenzierung der benachbarten Zellen durch laterale Hemmung, die sich mit zunehmender Entfernung abschwächt. Differenzierungsereignisse, die weniger als zehn Zellen entfernt sind, werden auf diese Weise gestoppt und sogar revertiert. Differenzierungsereignisse, die mehr als zehn Zellen entfernt sind, schreiten aufgrund einer zu geringen *patS*-Konzentration voran, sodass eine weitere Heterocyste entsteht, die ihrerseits *patS* zu synthetisieren beginnt. (Nach Yoon und Golden 1998)

Ammonium an die Nachbarzellen abgibt. Hier entsteht ein Dilemma: Würden in einer Kolonie alle Zellen Nitrogenase synthetisieren und keine Photosynthese betreiben, würde die Kolonie sehr schnell verhungern. Erhielten jedoch alle Zellen die Photosynthese aufrecht und bildeten sie daher keine Nitrogenase, wäre diese Kolonie nicht zur Stickstofffixierung in der Lage und die Bildung von Aminosäuren und damit das Wachstum kämen rasch zum Erliegen. Der Ausweg aus diesem Dilemma ist Arbeitsteilung: In der Tat beobachtet man bei diesen fädigen Cyanobakterien (etwa der Gattung *Anabaena*), dass etwa jede zehnte Zelle der Kolonie Nitrogenase bildet und infolgedessen die Synthese der photosynthetischen Pigmente herunterreguliert wird. Diese Zellen erscheinen also blasser und sind auch von einer derberen Wand umgeben. Sie lassen sich von den photosynthetischen Zellen als **Heterocysten** (griech. *heterós*, unterschiedlich) unterscheiden. Die Differenzierung einer gewöhnlichen Zelle zu einer Heterocyste erfolgt in einem regelten Muster: Zwei Heterocys-

ten grenzen nie direkt aneinander, sondern sind stets durch etwa zehn photosynthetische Zellen voneinander getrennt (■ Abb. 2.2a). Rücken die Heterocysten durch weitere Teilungen auseinander, differenziert sich etwa in der Mitte zwischen ihnen eine weitere Zelle zu einer Heterocyste um. Bedeutet dies, dass diese einfachen, prokaryotischen Organismen in der Lage sind, auf zehn zu zählen? Des Rätsels Lösung liegt in Signalen, die zwischen den Zellen ausgetauscht werden. Um diese Signale zu identifizieren, wurden *Anabaena*-Mutanten mit gestörter Musterbildung gesucht. Durch Aufklärung des Genorts für die Mutation entdeckte man das *patS*-Peptid (*pat* für engl. *patterning*), das offensichtlich für die Musterbildung notwendig ist. Der Ausfall der *patS*-Funktion führt dazu, dass die Heterocysten wild durcheinander, oft auch in unmittelbarer Nachbarschaft zueinander auftreten (■ Abb. 2.2b). Transformiert man *Anabaena* mit einem Genkonstrukt, bei dem die codierende Nucleotidsequenz von *patS* hinter einen sehr starken und immer aktiven Promotor kloniert wurde (Überpres-

sion), sind diese gentechnisch veränderten Kolonien nicht mehr in der Lage, mit Bildung von Heterocysten auf Stickstoffmangel zu reagieren (■ Abb. 2.2b), da dies offenbar durch die erhöhte patS-Konzentration verhindert wird. Mithilfe ähnlicher Mutanten gelang es dann, weitere Signale zu finden, die entweder für das Anschalten der Heterocystenbildung oder für die Unterdrückung dieser Reaktion in der Nachbarschaft einer schon differenzierten Heterocyste verantwortlich sind. Das Heterocystenmuster lässt sich also durch **Selbstorganisation** erklären, die durch eine wechselseitige Hemmung (**laterale Inhibition**) entsteht (■ Abb. 2.2c). Solche selbstorganisierenden Systeme erlauben es, mit sehr wenigen Signalen robuste und von der Größe unabhängige Muster zu erzeugen – ein Prinzip, das von dem britischen Mathematiker Alan Turing (1952) entdeckt und mathematisch analysiert wurde und mit dem sich zahlreiche morphogenetische Phänomene der Biologie erklären lassen.

Die Vielzelligkeit von Pflanzen entstand mehrfach unabhängig voneinander, häufig dadurch, dass die Tochterzellen einer Teilung physisch verbunden geblieben sind (in der Regel durch Einbetten in einer gemeinsam gebildeten Gallerthülle). Während die Einzelzellen ursprünglich ihre volle Entwicklungspotenz beibehalten, sich also nicht differenzieren, kam es bei der Entwicklung der Vielzelligkeit in einem nächsten Schritt zu einer funktionellen Spezialisierung, indem die Zellen bestimmte (hyperzelluläre) Funktionen hoch-, andere (hypozelluläre) Funktionen dagegen herunterregelten. Es entstand also eine zunehmende funktionelle Abhängigkeit. Die Differenzierungen werden über Signale gesteuert, die zwischen den Zellen ausgetauscht werden, also hormonartig wirken (Hormone im klassischen Sinne sind Signalstoffe, bei denen Bildungs-ort und der Ort ihrer Wirkung räumlich getrennt sind). Durch hemmende Signale wird verhindert, dass in der

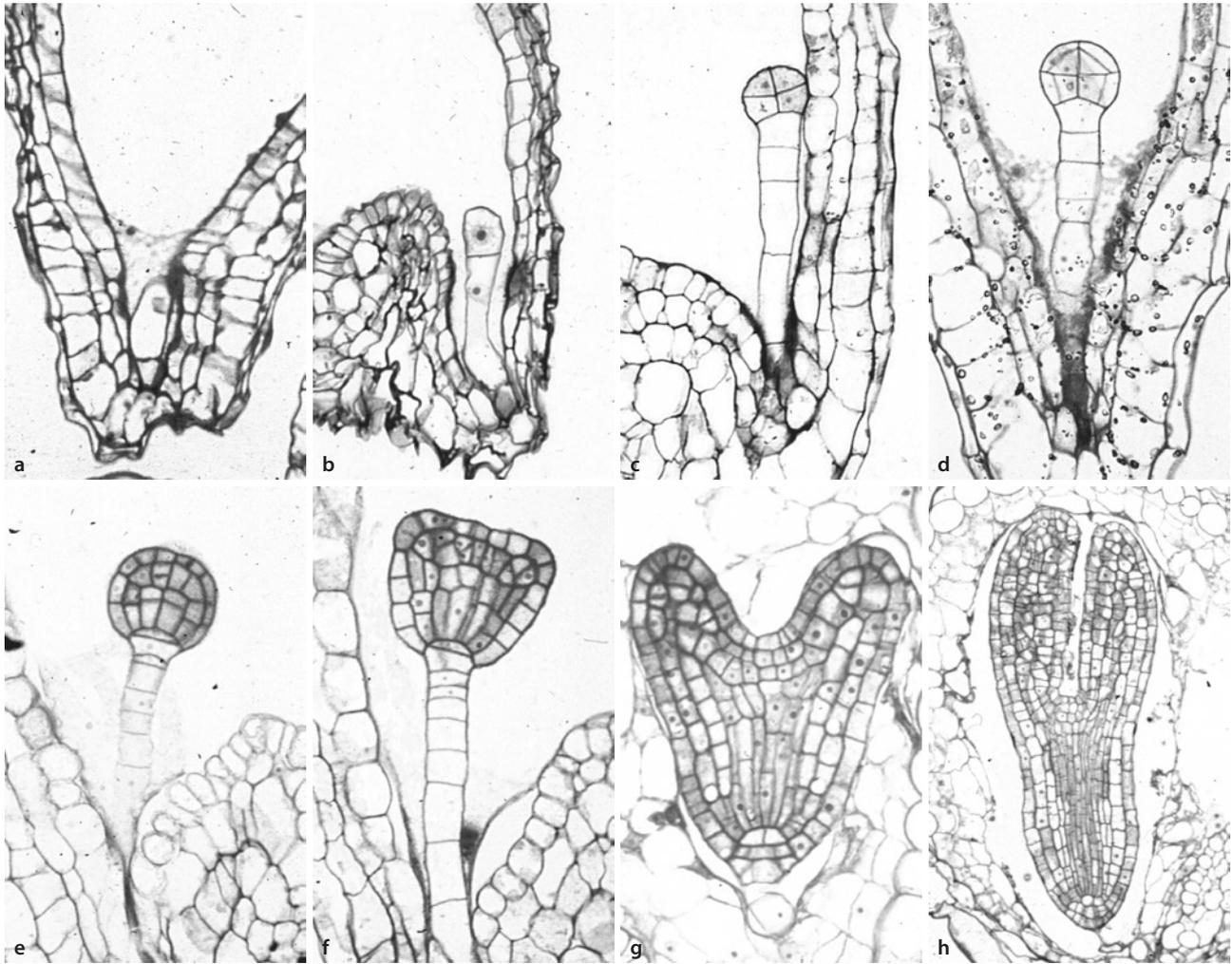
Nachbarschaft einer differenzierten Zelle weiter Differenzierungen auftreten. Erst wenn mit zunehmender Entfernung die Konzentration des hemmenden Signals abnimmt, kann die Zelldifferenzierung stattfinden. Dieses Gestaltungsprinzip entstand schon sehr früh in der pflanzlichen Evolution und ging, wie das Beispiel der Heterocysten zeigt, der Entstehung eukaryotischer Pflanzen sogar voraus.

Es sei an dieser Stelle jedoch auch erwähnt, dass Vielzelligkeit bisweilen auch dadurch entstehen kann, dass sich frei lebende, einzelne Zellen sammeln und zu einem Ganzen organisieren. Das vielzellige Gitter des Wasser-netzes (*Hydrodictyon*) bildet sich durch Aggregation von Einzelzellen, wobei sich diese Zellen nicht differenzieren. Ein besonders spektakulärer Fall von Aggregation liegt beim Schleimpilz *Dictyostelium discoideum* vor, bei dem amöboide Einzelzellen unter Mangelbedingungen mit der Freisetzung von cAMP beginnen. cAMP fungiert als chemotaktisches Signal für andere Zellen, sodass ein mehrere Millimeter großer Zellhaufen entsteht, der sich dann in unterschiedliche Bereiche untergliedert, die gemeinsam einen Sporangio-phor bilden. Einige Zellen bilden eine Wand aus und stemmen die anderen Zellen, die sich in Sporen umwandeln, in die Höhe, wobei sie einen programmierten Zelltod durchlaufen. Dieses Beispiel von Vielzelligkeit durch Aggregation ursprünglich einzeln lebender Zellen ist besonders bemerkenswert, weil hier die einzelnen Zellen, die vorher miteinander um Nahrungsquellen konkurriert haben, im Zuge der Selbstorganisation nunmehr kooperieren, bis hin zu einer „Aufopferung“ einzelner Zellen für die Fortpflanzung der anderen. Solche Fälle von Vielzelligkeit durch Aggregation scheinen jedoch seltener aufzutreten als die durch eine fortdauernde Verbindung von Tochterzellen nach der Teilung.

2.2 Bildungsgewebe (Meristeme)

Die befruchtete Eizelle (Zygote) der Samenpflanzen entwickelt sich zunächst zu einem **Embryo** (■ Abb. 2.3; vgl. auch ► Abschn. 11.2.3.3 und ■ Abb. 11.17). Schon mit der ersten, bezeichnenderweise inäqualen Teilung der Zygote wird dabei die zukünftige Polaritätsachse festgelegt: Aus Abkömmlingen der kleineren und wenig vakuolisierten apikalen Zelle geht später der Spross hervor, während die größere basale und stark vakuolisierte Zelle den **Suspensor** (lat. *suspēdere*, aufhängen) bildet. Über diesen Suspensor wird der Embryo von der Mutterpflanze ernährt. Dieser Suspensor stirbt jedoch während der späteren Embryogenese fast vollständig ab. Nur die oberste Zelle, die **Hypophyse**, wird später die **Wurzelkappe (Kalyptra)** hervorbringen.

Sobald der Embryo größer geworden ist, beschränkt sich die Teilungsaktivität auf die Spitzen des Sprosspols (Sprossscheitel) und des Wurzelpols (Wurzelscheitel). Sprosse und Wurzeln bilden neue Zellen also vor allem an ihren Spitzen. Die Zellen, aus denen sie schließlich bestehen, sind weitgehend Abkömmlinge ihrer **Apikalmeristeme** (lat. *apex*, Spitze). Seitensprosse und -wurzeln besitzen eigene Apikalmeristeme. Die unmittelbar von den Apikalmeristemen abgegliederten Zellen sind oft besonders teilungsaktiv. Ihre Verbände besitzen also noch Meristemcharakter, doch lässt sich bei ihnen nach Lage und Aussehen oft schon das weitere Schicksal der Nachfolgezellen vorhersagen. Man bezeichnet diese scheinelnahen Bildungsgewebe als **Primärmeristeme** und unterscheidet in ihnen das **Protoderm**, aus dem später das äußere Abschlussgewebe hervorgeht (die Epider-



■ **Abb. 2.3** Embryonalentwicklung bei der Acker-Schmalwand, *Arabidopsis thaliana*. **a** Zygote. **b** Zweizellstadium nach asymmetrischer Teilung der Zygote. Aus der kleineren (apikalen) Zelle entsteht der eigentliche Embryo, aus der größeren (basalen) Zelle der Suspensor, eine Art Nabelschnur des Embryos, die mit Ausnahme der obersten Zelle später abstirbt. **c** Oktant; aus der oberen Hälfte der achtzelligen Kugelstruktur bilden sich später Sprossmeristem und Keimblätter (Kotyledonen), aus der unteren die Achse und wesentliche Teile der Keimlingswurzel. Die oberste, trapezförmig erscheinende Zelle des Suspendors, die Hypophyse, überlebt als einzige Zelle des Suspendors und erzeugt nach der Keimung die Wurzelkappe (Kalyptra). **d** Dermatogenstadium. Peripher haben sich Vorläufer von Epidermiszellen abgegliedert. **e** Globularstadium; gegen die Zellreihe des Suspendors hin hat sich die Hypophyse gebildet, aus der zentrale Bereiche des Wurzelmeristems und der Wurzelhaube hervorgehen werden. **f** Triangularstadium. Herausbildung der Bilateralsymmetrie, die im Herzstadium **g** und im nachfolgenden Torpedostadium **h** durch die fortschreitende Ausformung der beiden Kotyledonen immer deutlicher hervortritt. Man beachte das fast vollständige Verschwinden des anfangs dominierenden Suspendors. (Nach U. Mayer und G. Jürgens)

mis), das **Grundmeristem** als Lieferant des Grundgewebes (Parenchym) und das **Procambium**, von dem sich das Leitgewebe herleitet.

Mit zunehmender Entfernung von den Primärmeristemen setzt die Umwandlung der abgegliederten Zellen in Dauerzellen und die Differenzierung zu Geweben ein. Bleiben in einer Umgebung, die bereits in Dauergewebe übergegangen ist, größere Zellkomplexe meristematisch, werden sie als **Restmeristeme** von den Apikalmeristemen unterschieden. Ein Sonderfall sind die **interkalaren Meristeme**, die vor allem an Sprossachsen zwischen bereits differenzierten Bereichen liegen und lokales Längenwachstum weit hinter dem Scheitel bewirken können. Bisweilen können einzelne Zellen oder kleine Zellgruppen inmitten be-

reits differenzierter Gewebe noch einmal eine zumeist festgelegte und sehr begrenzte Zahl von Teilungen durchlaufen. Diese „Minimeristeme“ werden als **Meristemoide** bezeichnet (► Exkurs 2.2).

Durch die Zellbildung in den Apikal- und Primärmeristemen und die ihnen nachfolgenden histo- und morphogenetische Prozesse bildet sich der Pflanzenkörper in seinem primären Zustand aus. Bei krautigen, ein- oder zweijährigen Pflanzen ist das zugleich der Endzustand. Diese Gewächse sterben nach der Samenbildung ab, soweit sie sich nicht durch Ausläufer oder Ähnliches vegetativ vermehren. Bei ausdauernden Holzpflanzen (Sträuchern, Bäumen) kommt es dagegen zu einem sekundären Dickenwachstum, durch das sich Sprossachsen in massiv verholzte Stämme, Seitentriebe in verholzte Äste verwandeln

und auch Wurzeln zu dicken, überwiegend aus Holz bestehenden Gebilden werden. An der Oberfläche mehrjähriger Stämme, Äste und Wurzeln bildet sich die schützende Borke aus. Das sekundäre Dickenwachstum, bei dem die Durchmesser der Sprossachsen schließlich bis zum 10.000-Fachen des primären Durchmessers vergrößert werden können, beruht auf der Tätigkeit lateraler Meristeme (**Folgeristeme** oder **Cambien**). Das sind flächige Meristeme, die im Inneren von Organen parallel zur Organoberfläche angelegt werden. Sie stehen also nicht an den Spitzen der Längsachse von Spross oder Wurzel, wie die apikalen Meristeme, sondern bilden unterhalb der Organoberfläche einen seitlichen Mantel um diese Achse (lat. *lateralis*, seitlich). Es gibt zwei Arten lateraler Meristeme: das **Spross- bzw. Wurzelcambium** (oft einfach Cambium genannt), das den Holzkörper und das sekundäre Phloem (Bast) verdickter Sprosse und Wurzeln ausbildet, und das **Korkcambium** oder **Phellogen**, welches das sekundäre Abschlussgewebe (Periderm) mit seinen drei Gewebeschichten (von außen nach innen: Phellem oder Kork, Phellogen und Phelloderm) hervorbringt.

Alle Apikalmeristeme und Cambien zeichnen sich durch den Besitz von **Stammzellen** aus. Diese Zellen teilen sich inäqual (■ Abb. 3.44a und 11.16a, b): Eine Tochterzelle ist wieder eine Stammzelle. Sie wird also selbst wieder eine inäquale Teilung durchlaufen, sodass sich die Stammzellen trotz fortgeschrittener Teilung nicht verbrauchen. Die andere Tochter verliert dagegen ihre Stammzellartigkeit und teilt sich, so wie alle ihre Nachkommen, symmetrisch, wobei die Schwestern einer Abstammungslinie (als **Initialen** bezeichnet) in der Regel einen bestimmten Gewebetyp hervorbringen. Letztendlich ist die gesamte Abstammungslinie, die aus dieser zweiten Tochterzelle hervorgeht, dazu bestimmt, sich zu Dauerzellen zu differenzieren. Da im Meristem immer

Stammzellen erhalten bleiben, behalten die Pflanzen die Möglichkeit zu fortgesetztem Wachstum und zur Neubildung von Organen während ihrer gesamten Lebensdauer bei. Pflanzen sind also offene Systeme, die im Prinzip unbegrenzt wachsen können und daher grundsätzlich indeterminiert bleiben, wodurch sie sich grundsätzlich von Tieren unterscheiden.

Die Stammzellen müssen sich natürlich seltener teilen als die aus ihnen hervorgegangenen Initialen. Wie das ruhende Auge des Sturms erkennt man sie als begrenzte Regionen eher geringer Teilungsaktivität im Zentrum der Meristeme (**ruhende Zentren**, engl. *quiescent centres*). Natürlich muss die gelegentliche Teilung dieser Stammzellen abhängig von der Differenzierung reguliert sein: Würden zu wenige Stammzellen nachgebildet, würde sich das Meristem im Laufe seiner Entwicklung verbrauchen, wären es zu viele, würden die Initialen immer größer und das Meristem würde keulenartig anschwellen. Ähnlich wie bei der Selbstorganisation der Heterocysten (■ Abb. 2.2) geschieht diese Abstimmung über fördernde und hemmende Signale, die von den sich differenzierenden Zellen ober- und unterhalb der Stammzellen ausgehen und die Teilungsaktivität des ruhenden Zentrums bestimmen. Mithilfe von Mutanten bei der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana* gelang es, diese Signale zu identifizieren. Analog zu *patS* des fädigen Cyanobakteriums *Anabaena* wird auch hier die Hemmung über ein Peptid erzielt.

Exkurs 2.2 Restmeristeme und Meristemoide

Hinter der gewebebildenden (histogenetischen) Zone, also weit hinter den Vegetationskegeln, behalten Meristemreste in Form begrenzter Zellschichten, -gruppen oder -stränge oftmals ihre Teilungsfähigkeit noch eine Zeit lang bei. Bei vielen Monokotyledonen bleiben z. B. die basalen Abschnitte der Achsenglieder über längere Zeit als interkalare Wachstumszonen meristematisch. Die bündelförmigen faszikulären (lat. *fascies*, Bündel) Cambien in den Leitbündeln der Dikotyledonen vermitteln später das sekundäre Dickenwachstum der Sprossachsen (► Abschn. 3.2.8.2). Das Pericambium der Wurzeln (Perizykel) dient in entsprechender Weise als Ausgangsbasis für die Entstehung von Seitenwurzeln (► Abschn. 3.4.2.2).

Viele Monokotyledonenblätter wachsen für längere Zeit an ihrer Basis weiter, während die Blattspitzen schon voll ausdifferenziert sind. Ein Extremfall dieses Phänomens kann bei der südwestafrikanischen Gymnosperme *Welwitschia* (■ Abb. 19.152a) beobachtet werden, deren zwei bandförmige Blätter unbegrenztes basales Wachstum aufweisen, während sich die Spitzenzonen durch Absterben ständig verkürzen.

In den Differenzierungszonen von Sprossen und Blättern werden häufig kleine Nester von teilungsaktiven Zellen gefunden, die aber keine Stammzellen enthalten. Die Zellen solcher Meristemoide werden daher letztlich alle zu Dauerzellen, die allerdings gestaltlich und funktionell von den übrigen Zellen des Gewebes abweichen (**Idioblasten**). Aus Meristemoiden gehen z. B. Spaltöffnungsapparate und mehrzellige Haare hervor (■ Abb. 2.15 und 2.16). Auch die Blattanlagen (Blattprimordien) am Sprossscheitel sind letztlich als Meristemoide aufzufassen, da das Wachstum der aus ihnen hervorgehenden Blätter begrenzt ist, also offenbar nicht durch Stammzellen aufrechterhalten wird (die oben erwähnten *Welwitschia*-Blätter stellen eine Ausnahme dar).

Meristemoide leiten sich oft von Einzelzellen ab, die aus einer asymmetrischen Teilung hervorgegangen sind. Analog zur ersten Teilung der Zygoten, bildet in solchen Fällen eine Mutterzelle eine größere, stark vakuolisierte, sich nicht weiter teilende Zelle und eine kleinere, plasmareiche Zelle, die durch begrenzt fortgesetzte Teilungen das Meristemoid bildet. Solche Teilungen sind also

nicht nur hinsichtlich der Größe asymmetrisch, sondern auch hinsichtlich des Entwicklungsschicksals der beiden Tochterzellen, und werden daher als **formative Teilungen** bezeichnet. So wie am Beispiel der Heterocysten schon dargelegt (► Exkurs 2.1), muss die Entstehung der Meristemoide räumlich kontrolliert ablaufen, da die aus ihnen hervorgehenden Gebilde andere Funktionen ausüben als die umgebenden Zellen. Meristemoide werden daher zu meist in regelmäßigen Mustern angelegt (■ Abb. 2.15). An der Entstehung solcher Muster sind in der Regel Hemmfelder (Sperrzonen) beteiligt, die jedes einmal entstandene Meristemoid um sich herum ausbildet und innerhalb derer die Entstehung weiterer Meristemoide

unterdrückt wird. Auf solchen Hemmfeldern beruhen beispielsweise die Blattstellungsmuster (► Abschn. 3.2.2 und 11.1).

Auch die Spaltöffnungen in einem wachsenden Blatt halten einen Mindestabstand ein. Mithilfe von Musterbildungsmutanten gelang es, die hier beteiligten Moleküle zu identifizieren. Interessanterweise geht das Hemmfeld auf ein Peptid (den *epidermal patterning factor*) zurück, das von sich differenzierenden Schließzellen ausgeschüttet wird und weitere Differenzierungen in der Umgebung unterdrückt. Auch wenn sich die beteiligten Moleküle unterscheiden, ist die funktionelle Ähnlichkeit zur Musterbildung der Heterocysten offensichtlich (► Exkurs 2.1).

2.2.1 Apikale (Scheitel-)Meristeme und Primärmeristeme

Die Meristemzellen der Sprosse und Wurzeln sind isodiametrisch und klein (Durchmesser 10–20 µm). Ihre Wände sind sehr zart und enthalten nur wenig Cellulose. Alle Zellen schließen lückenlos aneinander. Der Zellraum ist von ribosomenreichem Cytoplasma und einem großen, zentral gelegenen Zellkern ausgefüllt. Große Zentralvakuolen und Reservestoffspeicher fehlen, die Plastiden liegen als Proplastiden vor.

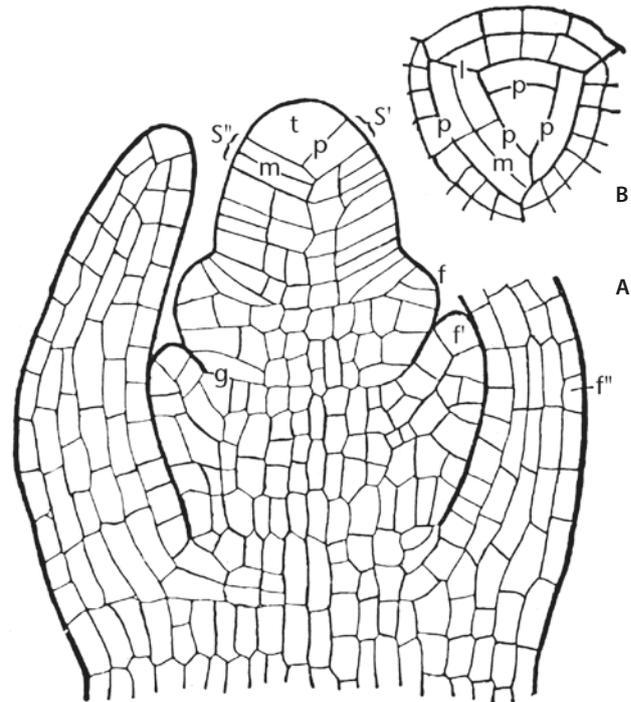
Die meisten Apikalmeristeme, einschließlich der Primärmeristeme (**Vegetationspunkte**) von Spross- und Wurzelspitzen, erscheinen annähernd kegelförmig (**Vegetationskegel**, ■ Abb. 2.4, 2.5 und 2.7), doch können sie an den Sprossenden auch abgeflacht oder sogar eingedellt sein, wie bei Rosettenpflanzen und in den tellerförmigen, großen Scheitelgruben vieler Palmen.

Die eigentliche Zellvermehrung findet in den Primärmeristemen statt, deren Teilungsaktivität jedoch zeitlich begrenzt ist. Diese meristematischen Zellen müssen daher immer wieder von Stammzellen in den Apikalmeristemen neu erzeugt werden, die sich nur vergleichsweise selten teilen: In Maiswurzeln dauert der komplette Zellzyklus der Initialzellen (**Zentralmutterzellen**) über sieben Tage und damit fast 14-mal so lang wie bei den teilungsaktiven Abkömmlingen. Bei den Stammzellen, die stärker vakuolisiert sind als die übrigen und kleinere, dichtere Kerne haben, ist die G₁-Phase verlängert. Die Initialenkomplexe werden daher oft als **ruhende Zentren** (engl. *quiescent centres*) charakterisiert.

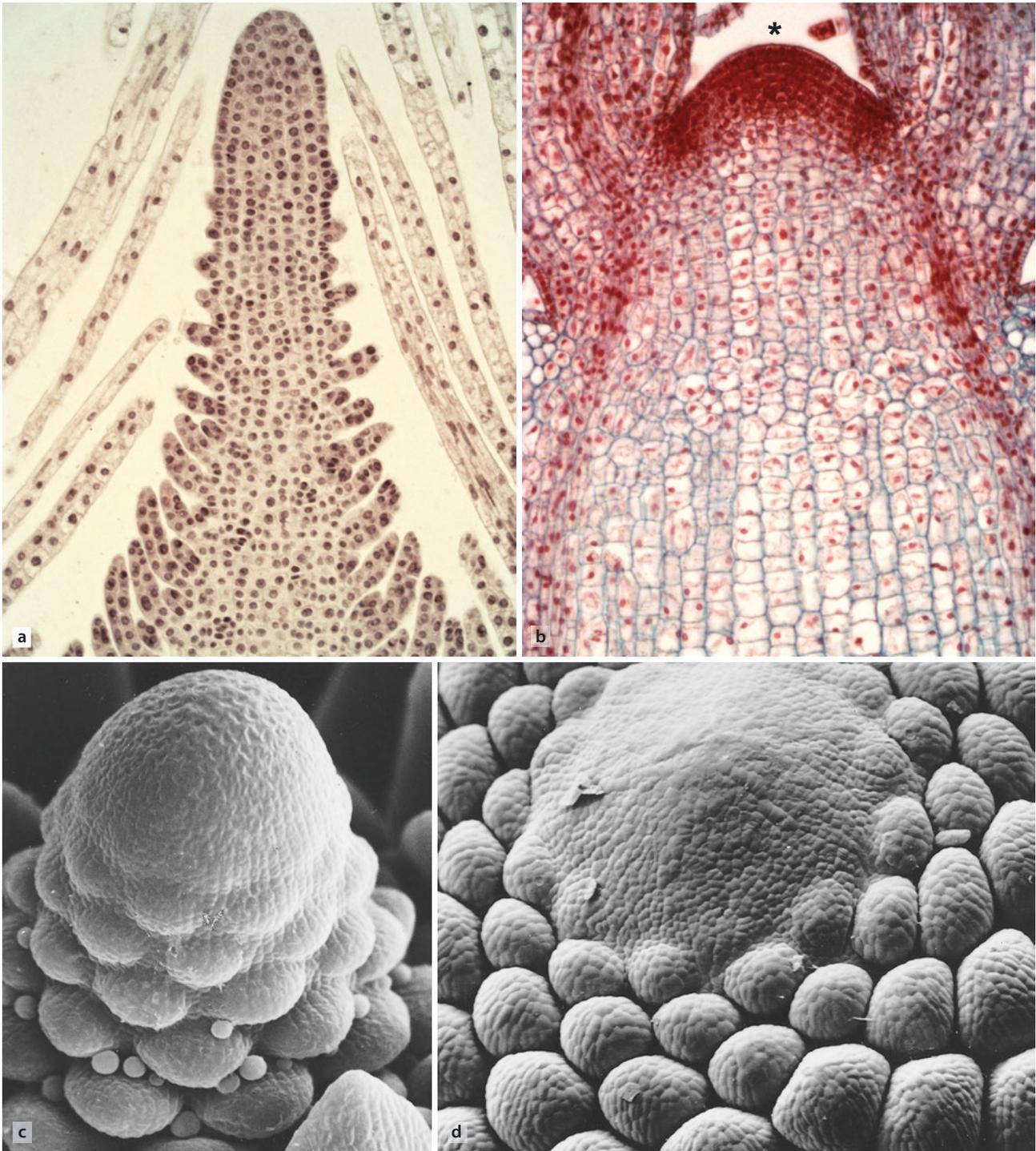
Vegetationskegel von Sprossen und Wurzeln weisen grundsätzliche Unterschiede auf. Der Vegetationskegel des Sprosses bringt bereits unmittelbar hinter dem Scheitel seitliche Auswüchse hervor (■ Abb. 2.4 und 2.5), die zu Blättern, in manchen Fällen auch zu Seitensprossen heranwachsen. Blätter und Seitensprosse gehen dabei aus oberflächlichen Zellwucherungen mit

Meristemcharakter hervor, sie entstehen **exogen**. Die Blätter wachsen zunächst schneller als der Sprossscheitel, sie umhüllen und schützen ihn. Doch ist ihr Wachstum im Gegensatz zu dem des Scheitels begrenzt.

Wurzeln tragen dagegen niemals Blätter. Der Vegetationskegel der Wurzel ist aber von einer **Wurzelhaube** bedeckt, die unmittelbar vom Apikalmeristem gebildet wird. Seitenwurzeln entstehen nicht exo- sondern endogen und wachsen zunächst durch Rinden- und Ab-



■ **Abb. 2.4** Sprossspitze eines Schachtelhalms als Beispiel für den Vorläufer eines Apikalmeristems. **A** Längsschnitt. **B** Scheitelansicht (180 ×). Die Scheitelzelle gliedert durch schräge Wände (p) Segmente (S', S'') ab. Diese werden später durch zusätzliche Wände (m) weiter aufgeteilt. – f, f', f'' Blattanlagen; g Ursprungszellen einer Seitenknospe; l Seitenwand eines Segments. (Nach E. Strasburger)



■ **Abb. 2.5** Sprossvegetationskegel. **a** Hochkegelförmiger Vegetationspunkt (VP) der Wasserpest *Egeria densa* mit zwei Tunicaschichten; die nur aus zwei Zellschichten gebildeten Blätter überragen den Sprossspitze; auffällig der Größenunterschied zwischen den embryonalen Zellen im VP und den ausdifferenzierten, vakuolisierten Blattzellen (140 ×). **b** Sprossspitze der Buntnessel *Plectranthus*; die Meristeme (*) des terminalen und eines axillären VP fallen durch ihre Dichte (fehlende Vakuolisierung, ribosomenreiches Plasma, große Kerne) auf; in den beiden Blättern des jüngsten Knotens hat sich bereits Procambium bzw. Leitgewebe differenziert, das in die Achse hineinreicht (85 ×). **c** Hochkegelförmiger VP des Tannenwedels *Hippuris vulgaris* (wirtelige Blattstellung; vgl. ■ [Abb. 3.12a](#)) (280 ×). **d** Sprossspitze der Fichte *Picea abies* (disperse Blattstellung, ■ [Abb. 3.12d](#)) (100 ×). – VP Vegetationspunkt. (d REM-Aufnahme: W. Barthlott)

schlussgewebe nach außen. Die Anlage einer Seitenwurzel erfolgt nicht in der Apikalregion, sondern in den bereits ausdifferenzierten Bereichen basal des Meristems. Hier muss also das Apikalmeristem der Seitenwurzel neu gebildet werden. Im Gegensatz dazu leiten sich die Meristeme von Seitensprossen und Blattanlagen am Sprossscheitel unmittelbar aus dem Apikalmeristem ab (**Meristemfraktionierung**).

2.2.1.1 Sprossscheitel

Bei vielen Meeresalgen, den Moosen und Schachtelhalmen, sowie bei der Mehrzahl der Farne besteht das Apikalmeristem nur aus einer einzigen, besonders großen Initialen, der **Scheitelzelle**. Sie hat die Form eines Tetraeders, dessen vorgewölbte Grundfläche an der Außenseite des Meristems liegt. Von den drei übrigen Flächen werden in immer gleichem Umlaufsinn sukzessiv Zellen abgegliedert (dreischneidige Scheitelzelle, **Abb. 2.4** und **► 19.86**). Die dabei entstehenden Segmente werden durch weitere, zunächst sehr regelmäßige Teilungsschritte zerlegt. Bei Farnen mit Scheitelzellwachstum beginnen auch die Blattanlagen ihre Entwicklung mit einer keilförmigen, zweischneidigen Scheitelzelle. Diese Scheitelzelle ist also die Stammzelle und entspricht daher dem ruhenden Zentrum im Apikalmeristem der Angiospermen.

Bei vielen Farnpflanzen, besonders bei den Bärlappgewächsen, und bei den meisten Gymnospermen ist die Scheitelzelle schon durch eine Gruppe gleichwertiger Initialzellen ersetzt, die Zahl der Stammzellen ist also vermehrt. In diesem **Initialienkomplex** können sich die Zellen sowohl antiklin wie periklin teilen (senkrecht bzw. parallel zur Oberfläche). Bei einigen hoch entwickelten Gymnospermen und allen Angiospermen sind die Initialen schließlich stockwerkartig angeordnet. Nur die innerste Gruppe teilt sich periklin und antiklin und liefert damit die Grundmasse des Vegetationskegels – das **Corpus**. In den darüberliegenden Initialenstockwerken werden dagegen nur antikline Zellwände eingezogen. Diese Zellschichten bilden die **Tunica** (lat. *tunica*, Hemd, Haut; **Abb. 2.5A, 2.6, und 2.7**). Die Gesamtzahl der Initialenstockwerke entspricht jener der Tunicaschichten plus eins.

Die Begriffe Tunica und Corpus sind nur beschreibend, sie sagen über die weitere Entwicklung der aus ihnen hervorgehenden Zellen nichts Verbindliches aus. Das Tunica-Corpus-Konzept hat das ältere Histogenkonzept abgelöst, wonach schon im Apikalmeristem das künftige Schicksal aller abgegliederten Zellen festgelegt sein sollte. Vor allem Untersuchungen mit Mutanten haben aber gezeigt, dass die Rolle ausgefallener Zellen im Meristem von anderen Zellen übernommen werden kann. Apikale Sprossmeristeme erweisen sich (im Gegensatz zu den klarer gegliederten Wurzelmeristemen) als wandelbare, Beschädigungen korrigierende Strukturkomplexe mit erheblichem Regulationspotenzial, ohne eine starre Festlegung späterer Zellschicksale. Die Gesamtgröße apikaler Sprossmeristeme liegt meist zwischen 50 und 150 μm . Ausnehmend große Apikalmeristeme mit Durchmessern im

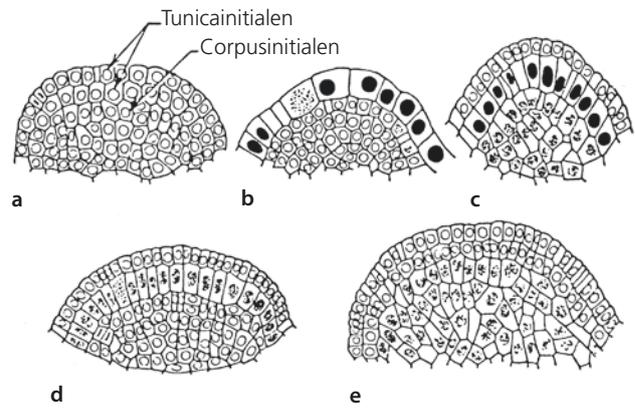


Abb. 2.6 Sprossscheitel beim Stechapfel *Datura* (80 \times). **a** Normale diploide Pflanze ($n = 2$). **b–e** Durch Behandlung mit Colchicin erzeugte Periklinalchimären. **b** Äußere Tunicaschicht (Protoderm) = $8n$. **c** Zweite Tunicaschicht = $8n$, Corpus = $4n$. **d** Zweite Tunicaschicht = $4n$. **e** Corpus = $4n$. (Nach Satina, Blakeslee und Avery)

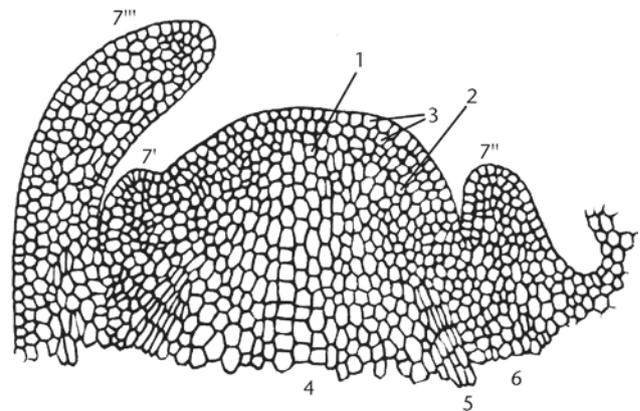


Abb. 2.7 Sprossvegetationspunkt bei Samenpflanzen (Längsschnitt). 1 Apikale Initialengruppe mit Stammzellen (Zentramutterzellen, bei Gymnospermen als ruhendes Zentrum oft deutlich ausgeprägt). Zum seitlichen Flankenmeristem (2) gehört das oberflächlich liegende Dermatogen (3); es erscheint hier als Protoderm, aus dem die Achsen- und Blattepidermen hervorgehen, und als Subprotoderm, aus dem durch antikline Teilungen Blattanlagen ($7'–7''$) entstehen. In der nach unten anschließenden histogenetischen Zone lassen sich Markmeristem (4), Procambiumstränge (5) und Rindenmeristem (6) unterscheiden. Aus den Procambiumsträngen werden später die Leitbündel. Die Grenzen zwischen den genannten Meristembereichen sind selten scharf, und entwicklungsbiologische Untersuchungen zeigen, dass sie sich (z. B. nach Teilverlust) oft gegenseitig ersetzen können

Millimeterbereich werden bei Palmfarnen und sich entwickelnden Blütenkörbchen der Sonnenblume gefunden.

Im Normalfall stellt sich das **apikale Sprossmeristem** (abgekürzt **SAM**, von engl. *shoot apical meristem*) von Angiospermen so dar, wie in **Abb. 2.7** gezeigt. Der zentrale **Initialienkomplex** ist umgeben von den besonders teilungsaktiven Primärmeristemen, einem ringförmigen **Flankenmeristem** und dem tiefer liegenden **Markmeristem**. Die äußerste Zellschicht des Flankenmeristems bringt die Außenhaut des Sprosses hervor und wird daher als Protoderm oder Dermatogen bezeichnet (griech. *protos*, der Ursprüngliche, *dérma* Haut). Zur Basis

hin gliedert das Flankenmeristem ein peripheres Rindenmeristem und einen (oft aus einzelnen Längsstreifen aufgebauten) Hohlzylinder von Zellen ab, die sich in Längsrichtung der Achse zu strecken beginnen. Dieses **Procambium** entspricht jenem Teil des Primärmeristems, der am längsten nach Art eines Restmeristems meristematisch bleibt. Aus ihm geht später der Leitbündelring der Sprossachse hervor, in ihm münden dementsprechend auch die Leitbündelanlagen der jungen Blätter ein, die später zu Blattspursträngen werden. Mark- und Rindenmeristem bilden gemeinsam das Grundmeristem.

Noch bevor aber diese Gewebegliederungen deutlich werden, sind an der Oberfläche des Vegetationskegels schon die **Blattanlagen (Blattprimordien)** als seitliche Vorwölbungen aufgetreten. Als Orte vermehrter antikliner Mitosen markieren sie die vorhin erwähnte Meristemfraktionierung. Als frühestes Anzeichen einer solchen Vorwölbung ändern die kortikalen Mikrotubuli (■ Abb. 1.13) ihre Ausrichtung und stehen dann senkrecht zu den Mikrotubuli der Nachbarzellen. Dies hat zur Folge, dass diese Zellen sich nicht mit den anderen Zellen strecken, sondern dreidimensional aus der Ebene des Protoderms herauswachsen. Danach treten die Zellen der Blattanlagen früher als die Achsenzellen in die Streckungsphase ein, sodass die jungen Blätter den Vegetationskegel übergipfeln. Dabei wirkt sich zusätzlich der Gradient zunehmender Zellstreckung (postembryonales Wachstum) aus, der sich vom Sprosskegel zur in Richtung der Basis gelegenen Differenzierungszone hin erstreckt. Die Außenseite der Knospenschuppen (ihre abaxiale, spätere Unterseite) ist gegenüber der weiter Richtung Scheitel liegenden adaxialen (der Achse zugewandten, also oberen) Seite im Streckungswachstum voraus, sodass sich die jungen Blätter gegen den Scheitel hin krümmen, ihn kuppelartig überwölben und so mit ihm zusammen eine **Knospe** bilden.

Schon in den Blattprimordien wird der Unterschied von Ober- und Unterseiten der künftigen Blätter (ihre Dorsoventralstruktur) angelegt. Das äußert sich z. B. in asymmetrischer Genexpression. Aus dem adaxialen Primordienbereich gehen später obere Epidermis, Palisadenparenchym und Xylemstränge des Blatts hervor, aus dem abaxialen entsprechend Phloem, Schwammparenchym und untere Epidermis (► Abschn. 3.3.1.3). Bildung und Positionierung der Blattprimordien werden durch das Auxin Indol-3-essigsäure bestimmt, ein Phytohormon, das auch im Meristembereich streng polar Richtung Basis transportiert wird (► Abschn. 12.3.3).

Am Vegetationskegel können, abgesehen von der Meristemgliederung, drei aufeinanderfolgende Zonen unterschieden werden: die **Initialenzone** (10–50 µm lang), dann die morphogenetische oder **Differenzierungszone** (20–80 µm lang), in der sich die Blattanlagen bilden und die spätere Blattstellung festgelegt wird, und schließlich die **histogenetische Zone**, in der der Übergang zu Dauerzellen und -geweben erfolgt. Sie vor allem entspricht der Streckungszone der Achse.

Um die verschiedenen Typen apikaler Sprossmeristeme beschreiben zu können, werden sie gemäß ihrer Geometrie in **Blockmeristeme** (räumliche Meristeme mit Teilungen in allen Richtungen), **Plattenmeristeme** (flächig, Teilungen nur in einer Ebene, eingezogene Zellwände bezüglich dieser Ebene antiklin) und **Rippenmeristeme** (eindimensional, Entstehung von Zellreihen durch Querteilungen) eingeteilt. In Apikal-

und Primärmeristemen entspricht das Corpus einem Blockmeristem, die Tunica einem Plattenmeristem und das Procambium einem Rippenmeristem.

2.2.1.2 Wurzelscheitel

Der Wurzelscheitel ist von einer Wurzelhaube (**Kalyptra**, griech. für Schleier) bedeckt. Die Wände der äußersten, ältesten Haubenzellen verschleimen durch massive Pektinausscheidung (Mucigel), ein Vorgang, der mit programmiertem Zelltod (die Ausprägung der Apoptose bei Pflanzen) einhergeht. Die Zellen der Kalyptra sind also kurzlebig; sie lösen sich nach wenigen Tagen ab und werden vom Wurzelmeristem her ersetzt. Der programmierte Zelltod ist Ausdruck einer raschen, terminalen Differenzierung, wie sie auch sonst bei Pflanzen häufig vorkommt (z. B. beim sekundären Dickenwachstum, ► Abschn. 3.2.8.2, und der Korkbildung, ► Abschn. 2.3.2.2). Die Wurzelhaube erleichtert das Eindringen des zarten Wurzelscheitels in den Boden.

Bei den meisten Farnpflanzen steht im Zentrum des Wurzelvegetationspunkts (wie bei den Sprossen) eine tetraedrische Scheitelzelle (■ Abb. 2.8a). Als vierseitige Scheitelzelle gliedert sie an allen vier Flächen Zellen ab. Die nach außen hin abgegebenen Zellen bauen durch weitere Teilungen die Wurzelhaube auf. Bei Gymno- und Angiospermen besitzt dagegen auch der Wurzelscheitel keine apikale Scheitelzelle. An ihrer Stelle finden sich bei den Gymnospermen zwei Gruppen von Initialzellen. Die innere bildet durch abwechselnd antikline und perikline Teilungen die Hauptmasse des Wurzelkörpers, während die äußere Rindengewebe und die hier nicht deutlich abgegrenzte Wurzelhaube liefert. Bei den Angiospermen schließlich findet sich häufig an der Scheitelkuppe der Wurzel ein aus mehreren unabhängigen Gruppen von Initialen zusammengesetztes, geschichtetes Bildungszentrum, aus dem die verschiedenen Dauergewebe (Haube, Epidermis, Rinde und Zentralzylinder) hervorgehen (■ Abb. 2.8b, s. auch ► Abschn. 3.4.2.1). Dabei ist die Zuordnung der Initialen zu ihren Abkömmlingen in der Wurzel viel rigoroser als im Spross, sodass hier von Histogenen mit nachgeordneten Zelllinien gesprochen werden kann. Bei der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana* (Ackerschmalwand) finden sich sogar festgelegte Zahlen von Initialen für die einzelnen Wurzelgewebe, die sich bis ins frühe Embryonalstadium zurückverfolgen lassen. Dies führte zur Vorstellung, dass die Histogene durch das räumliche Muster der Zellteilung während der Embryogenese festgelegt würden. Untersucht wurde dies durch künstliche Ausschaltung bestimmter Initialen mithilfe einer lokalen Zellzerstörung (Laserablation). In die durch die Zerstörung der Initialen entstandene Lücke wandert aufgrund der Gewebespannung eine benachbarte Zelle ein und es stellte sich die Frage, ob diese Zelle ihr bisheriges histogenetisches Programm fortführt, sich also

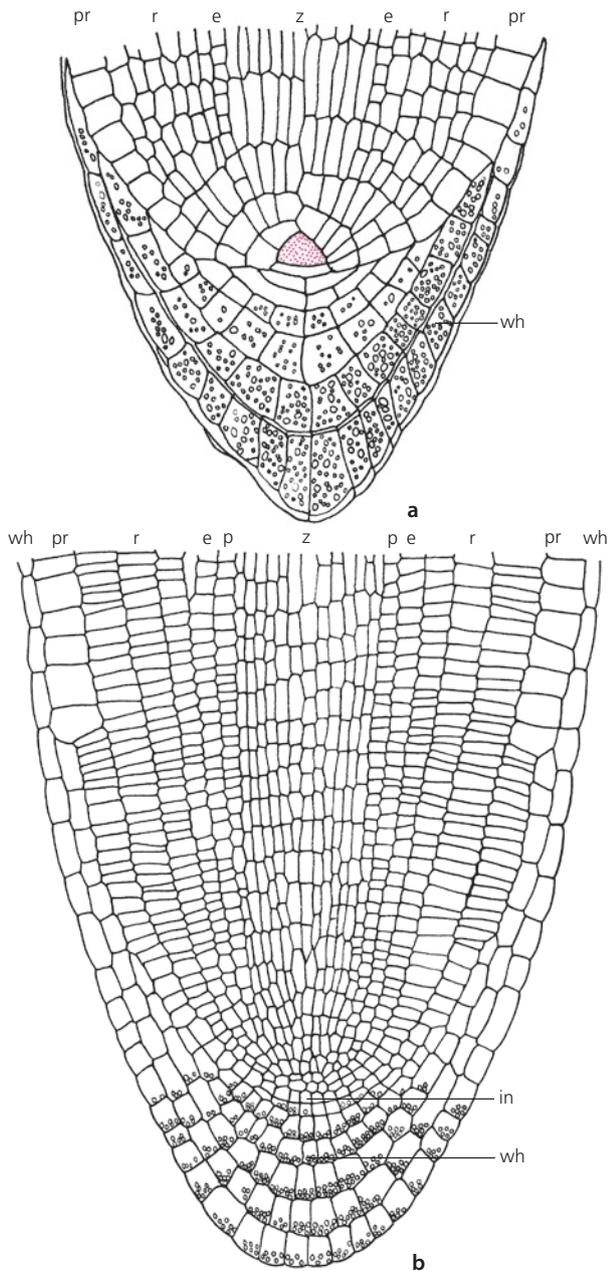


Abb. 2.8 Wurzelspitze und Wurzelhaube. **a** Längsschnitt durch die Wurzelspitze des Farns *Pteris cretica*. Vierschneidige Scheitelzelle farbig punktiert (160 ×). **b** Längsschnitt durch die Wurzelspitze von *Brassica napus*, einer eudikotylen Pflanze. Die äußerste der drei Initialenschichten (Dermatokalyptragen) liefert das Dermatogen, aus dem die Rhizodermis wird, und die Kalyptra, deren Zellen zahlreiche Amyloplasten enthalten, die bei Änderungen der Orientierung neu sedimentieren und so zur Wahrnehmung der Schwerkraft beitragen (Graviperzeption Abschn. 20.3.1.2). Das darüber liegende zweite Initialenstockwerk liefert die Zellen der Wurzelrinde mit der Endodermis. Das dritte Stockwerk schließlich stellt den Zentralzylinder mit Pericambium bereit (50 ×); (vgl. auch **Abb. 11.16**). – e Endodermis, in Initialbereich, p Pericambium, pr Protoderm bzw. Rhizodermis, r Rinde, wh Wurzelhaube, z Zentralzylinder. (a nach E. Strasburger; b nach L. Kny)

gemäß ihrer Herkunft verhält, oder ob sie das Verhalten der von ihr ersetzten Zelle übernimmt, sich also gemäß ihrer Lokalisierung entwickelt. Mithilfe von Markern für die zelluläre Differenzierung ließ sich zeigen, dass für die eingewanderte Zelle die Umgebung entscheidend ist und sie ihr histogenetisches Potenzial an den neuen Ort anpasst (**Abb. 11.16**).

Die Struktur der Initialenzone unterscheidet sich bei verschiedenen Angiospermen durchaus. Zum Beispiel ist im Scheitel der Graswurzel die äußerste Urmeristemschicht (das **Protoderm**), die das Hautgewebe der Wurzel (die Rhizodermis) liefert, mit der darunter gelegenen Meristemschicht, aus der das Rindengewebe hervorgeht, in einer einzigen Initialengruppe vereinigt. Außerhalb davon liegt das **Kalyptragen**, die Meristemschicht für die Wurzelhaube. Bei der Mehrzahl der Eudikotylen wird die Wurzelhaube jedoch durch antikline Teilungen von der gleichen Initialengruppe geliefert, die auch das Protoderm bildet (**Dermatokalyptragen**, **Abb. 2.8b**). Darunter liegt ein zweites Stockwerk aus Initialzellen, das die Rinde mit ihrem inneren Abschlussgewebe (der Endodermis) bildet. Schließlich liefert ein drittes Stockwerk, das **Plerom**, den Zentralzylinder mit dem Pericambium.

Derartigen geschlossenen Wurzelspitzen, deren drei klar erkennbare Initialenstockwerke als echte Histogene für Wurzelhaube, primäre Rinde und Zentralzylinder zeitlebens erhalten bleiben (z. B. bei *Arabidopsis*, **Abb. 11.16**), stehen bei manchen Angiospermen offene Typen gegenüber (z. B. bei der Zwiebel). Bei ihnen wird die ursprüngliche Abgrenzung der Histogene schon bald durch einen ungeordnet wuchernden Initialzellenkomplex gesprengt, sodass alle Dauergewebe aus einer meristematischen Zellgruppe hervorgehen und sich sekundär ähnliche Verhältnisse wie bei den Gymnospermen einstellen.

2.2.2 Laterale Meristeme (Cambien)

Die Initialen der Cambien unterscheiden sich von den entsprechenden Zellen apikaler Meristeme durch ihre größeren Ausmaße und ihre starke Vakuolisierung. Die **Fusiforminitialen** des Spross- bzw. Wurzelcambiums (**Abschn. 3.2.8.2**), aus denen sich die Zellen der sekundären Leitgewebe ableiten, sind sehr lang (oft mehrere Millimeter). Dies führt im Verbund mit ihrer starken Vakuolisierung zu einer Sonderform der Zellteilung: Der Kern teilt sich in einer dünnen Schicht Cytoplasma, das die lang gestreckte Vakuole längs durchzieht, der Phragmoplast wächst in dieser Plasmaschicht zentrifugal (**Abb. 1.31**), was aufgrund der Länge dieser extrem prosenchymatischen Zellen ungewöhnlich lange Zeit beansprucht.

Meist handelt es sich bei den Cambien um Meristeme, deren Initialen sich nicht unmittelbar von Apikal- oder Primärmeristemen herleiten, sondern durch Reembryonalisierung aus Dauerzellen entstanden sind. So ist es bei den Korkcambien (**Abschn. 2.3.2.2**) und meist auch bei den interfazikulären (zwischen den Leitbündeln gelegenen) Bereichen der Spross cambien (**Abb. 3.45**).

Struktur und Funktion der Cambien lassen sich nur vor dem Hintergrund morphologischer und anatomischer

Daten verstehen, ihre Besprechung kann daher erst später erfolgen (► Abschn. 3.2.8.2 und 3.4.2.3).

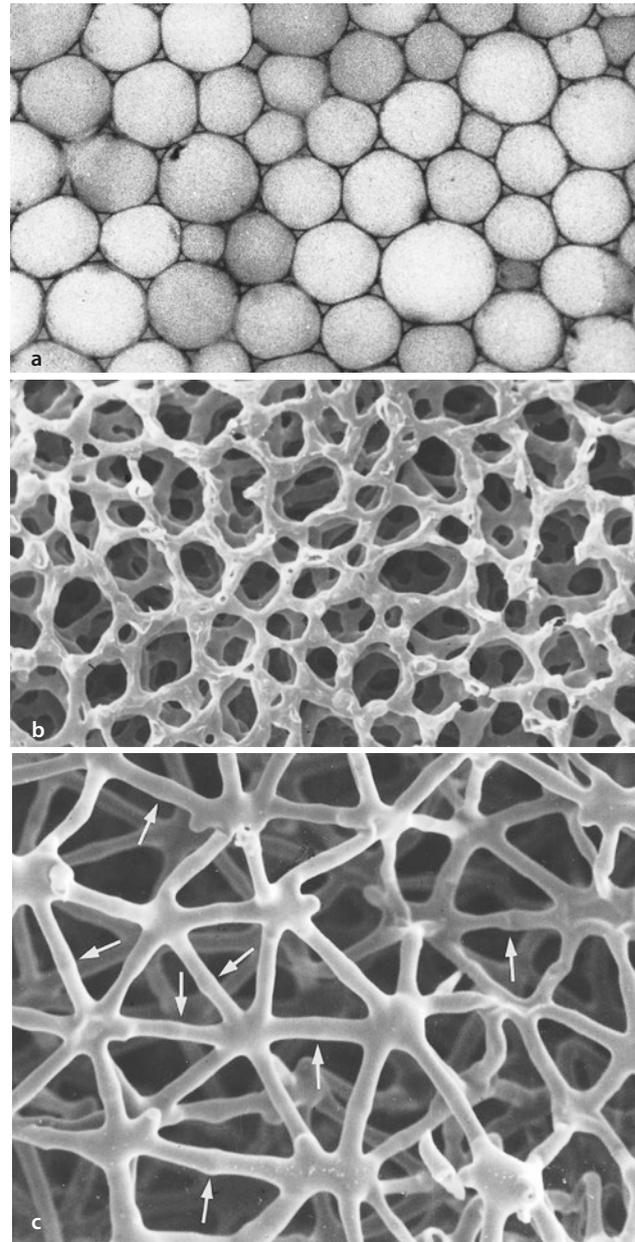
2.3 Dauergewebe

Nachdem eine Zelle aus dem Meristem herausgewandert ist, stellt sie ihre Teilungsaktivität ein, vergrößert sich jedoch noch beträchtlich durch Aufnahme von Wasser in die Vakuole. Hat sie schließlich ihre endgültige Größe erreicht, differenziert sie sich aus. Die Gewebe, die aus solchen ausdifferenzierten, nicht mehr wachstumsfähigen Zellen bestehen, werden als Dauergewebe bezeichnet und von den Meristemen unterschieden. Nicht selten enthalten sie sogar durch programmierten Zelltod abgestorbene Zellen, die wasser- oder lufthaltig sind. Die offene Organisation des Pflanzenkörpers bringt es mit sich, dass große, ausdauernde Pflanzen viele tote Zellen enthalten. Beispielsweise ist im Stamm eines älteren Baums der Anteil lebender Zellen minimal – Holz, sekundäres Phloem (Bast) und Abschlussgewebe bestehen überwiegend aus toten Zellen.

Meristemzellen schließen lückenlos aneinander, häufig haben sie die Form unregelmäßiger 14-Flächner. Beim Übergang zu Dauergewebe vergrößern sich die Zellen gewöhnlich durch den postembryonalen Wachstumsschub: Die Zellwand gibt dem Turgor vorübergehend nach und dehnt sich irreversibel (plastisch). Daraus resultiert eine Abrundungstendenz der Zelle. Besonders an Ecken und Kanten von Zellen lösen sich benachbarte Zellwände entlang der weniger festen Mittellamelle voneinander, gasgefüllte Interzellularräume (**Interzellularen**) entstehen (■ Abb. 2.9 und 2.10). Diese zunächst nur schmalen Spalten erweitern sich, bekommen zueinander Kontakt und bilden schließlich ein zusammenhängendes Interzellularensystem. Dieses steht über Spaltöffnungen bzw. Lenticellen (► Abschn. 2.3.2.2) mit der Außenluft in Verbindung und dient dem Gasaustausch. Interzellularräume entstehen entweder **schizogen** (■ Abb. 2.30), durch Spaltung von Zellwänden entlang der Mittellamelle (griech. *schizein*, spalten), durch Auflösung von Zellen oder Zellkomplexen (**lysigen**; ■ Abb. 2.31d, e) oder schließlich durch Zerreißen des Gewebes (**rhexigen**) infolge ungleichen Wachstums (z. B. hohle Sprosse vieler Pflanzen mit Markhöhlen, ■ Abb. 3.40A). Je nach dem Volumenanteil der Interzellularen spricht man von dichten oder lockeren Geweben. Beispiele für dichte Gewebe sind Abschluss- und Festigungsgewebe, für lockere die meisten Chlorenchyme.

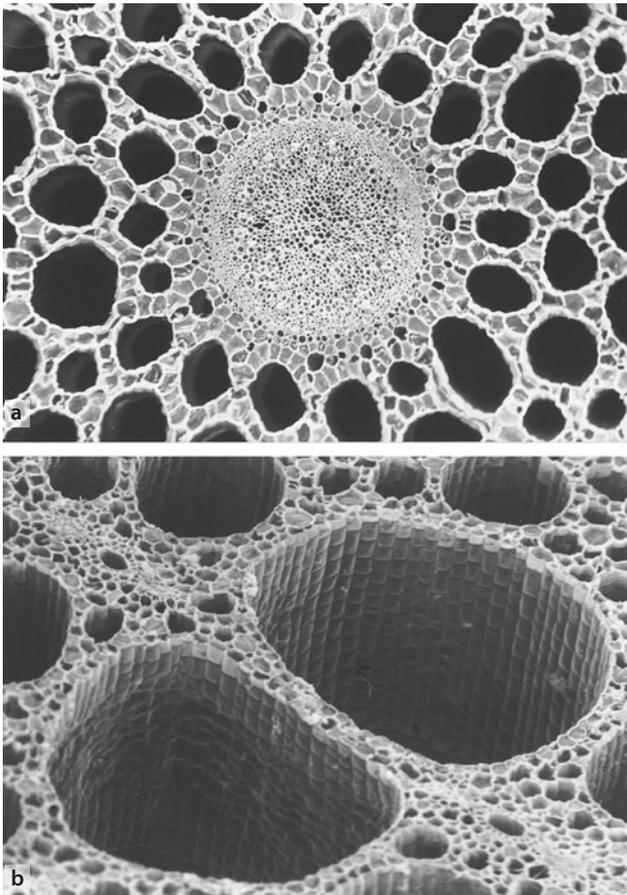
2.3.1 Parenchym

Das aus lebenden Zellen gebildete **Grundgewebe** oder Parenchym (griech. *pará énychyma*, dazwischengegossene



■ **Abb. 2.9** Interzellularen. **a** Parenchym in Luftwurzel der epiphytischen Orchidee *Vanda* mit engen Interzellularen zwischen den abgerundeten Zellen (90 ×). **b** Schwammparenchym (► Abschn. 3.3.1.3) im Blatt der Jungfernebe *Parthenocissus tricuspidata*, zwischen sternförmigen Zellen große Interzellularräume (REM, 160 ×). **c** Sternparenchym, weißes Markgewebe der Binse *Juncus*, einige Zellgrenzen durch Pfeile markiert; die Interzellularen übertreffen volumenmäßig das sehr lockere Zellgewebe bei Weitem (REM, 230 ×)

Masse) ist das am wenigsten spezialisierte Gewebe des Pflanzenkörpers. Wenn man sich aus Wurzel, Spross oder Blatt alle spezialisierten Gewebe wie Leit-, Abschluss- und Festigungsgewebe wegdenkt, bleibt das Parenchym als Grundmasse (Füllgewebe) dieser Organe zurück. Bei krautigen Pflanzen bildet es die Hauptmasse



■ **Abb. 2.10** Durchlüftungsgewebe (Aerenchym, REM-Bilder). **a** Luftschächte in der Sprossachse des Tannenwedels *Hippuris vulgaris*; die Pflanze wurzelt unter Wasser und ragt in die Luft empor (53 ×). **b** Durchlüftungsgewebe im Blattstiel der Seerose *Nymphaea alba* (55 ×)

des Vegetationskörpers. Turgorverlust im Parenchym durch Wassermangel führt zum Welken solcher Pflanzen. Das Parenchym besteht im Allgemeinen aus großen, isodiametrischen (parenchymatischen) und dünnwandigen Zellen. Ein erheblicher Volumenanteil des Grundgewebes entfällt auf Interzellularen (■ Abb. 2.9).

Mit der Aussage, das Parenchym sei wenig spezialisiert, ist zugleich die funktionelle Vielseitigkeit des Grundgewebes angesprochen. Allerdings können einzelne Funktionen je nach Bedarf besonders betont sein.

Speicherparenchym Speicherparenchyme dienen der Speicherung von organischen Reservestoffen (Polysaccharide: Stärkekörner; Polypeptide: Proteinkristalle; Lipide: fette Öle in Oleosomen). Solche Parenchyme dominieren in fleischigen Speicherorganen wie Rüben, Knollen und Zwiebeln, sowie im Nährgewebe von Samen. Oft finden sich auch im Mark- und Rindenparenchym Reservestoffe angehäuft. Im Stamm von Holzpflanzen übernimmt das Holzparenchym, das den sonst toten Holzkörper als zusammenhängendes Netzwerk durchzieht, die Speicherfunktion.

Hydrenchym Pflanzen sehr trockener Standorte, die auch bei länger dauerndem Wassermangel aktiv bleiben, legen Wasservorräte in den Vakuolen extrem vergrößerter Parenchymzellen an (Durchmesser bis 0,5 mm). Die betreffenden Organe schwellen auch äußerlich sichtbar an und ihr Oberfläche/Volumenverhältnis vermindert sich. Im Extremfall erreicht ihre Gestalt Kugelform. Diese Erscheinung wird als **Sukkulenz** bezeichnet (lat. *succus*, Saft). Bekannte Beispiele dafür sind die Blätter des Mauerpfeffers (■ Abb. 3.63) und die Sprossachsen der Kakteen (■ Abb. 3.32 und 3.33).

Aerenchym Im Aerenchym (= Durchlüftungsgewebe; griech. *aérios*, luftig) ist das Interzellularensystem massiv entwickelt: Bis über 70 % des Gewebevolumentums entfallen auf zwischenzelluläre Gasräume. Bei Sumpf- und Wasserpflanzen ermöglicht das den Gasaustausch der untergetauchten Organe, da das Interzellularensystem bis zu den Spaltöffnungen schwimmender oder über das Wasser hinausragender Blätter bzw. Sprosse reicht (■ Abb. 2.10).

Chlorenchym Chlorenchyme (Assimilationsparenchyme) sind als chloroplastenreiche Blattgewebe (Mesophyll) auf Photosynthese spezialisiert. In der **Palisadenschicht** des Mesophylls sind die Zellen senkrecht zur Blattfläche gestreckt (■ Abb. 3.65). Das **Schwammparenchym** ist zugleich Chlorenchym und Aerenchym. Die Zellen dieses sehr lockeren Gewebes sind unregelmäßig sternförmig (■ Abb. 2.9b). Der Reichtum an großen Interzellularen befähigt das Schwammparenchym in besonderem Maß, Wasserdampf abzugeben, aber auch das durch die Spaltöffnungen aufgenommene Kohlendioxid weiterzuleiten. Dieses Gewebe spielt also eine wichtige Rolle für Transpiration und Photosynthese.

Trotz dieser funktionellen Anpassungen bleibt das Parenchym weniger stark differenziert als die anderen Dauergewebe, die teilweise auf unumkehrbare Weise auf eine bestimmte Funktion zugeschnitten sind. Sowohl die Bezeichnung „Grundgewebe“ als auch die griechische Wurzel des Worts Parenchym erwecken möglicherweise den Eindruck, dass es sich hier um eine eigentlich wenig interessante Grundmasse des Pflanzenkörpers handelt, doch dieser Eindruck trügt. Gerade die Unbestimmtheit des Parenchyms erlaubt es Pflanzen, die ja ortsgebunden sind, sich durch Veränderungen ihrer Form, etwa die Anlage neuer Organe, an die Bedingungen ihres Standorts anzupassen. Diese Fähigkeit wird nur dadurch möglich, dass sich parenchymatische Zellen bei Bedarf in Leitgewebe (► Abschn. 2.3.3) umwandeln können, welches das neugebildete Organ (etwa ein neues Blatt oder eine Knospe) an das Leitungssystem in der Hauptachse anschließt. Ebenso kann bei Verwundung durch Umdifferenzierung der umliegenden Parenchymzellen in Leitgewebe nach Art eines Stents eine Umleitung um die betroffene Stelle gebildet werden, sodass ein Transport wieder möglich wird. Die Frage, welche pa-

renchymatischen Zellen sich zu Leitbündeln differenzieren, ist also für die plastische Gestaltung der Gefäßpflanzen zentral und ein Fall von Musterbildung, ähnlich wie die geordnete Bildung von Heterocysten bei den fädigen Cyanobakterien (► Exkurs 2.1). Im Fall der Leitbündelmuster scheint es jedoch keinen Hemmstoff zu geben, der verhindert, dass sich alle parenchymatischen Zellen in Leitbündel umwandeln. Vielmehr findet die Differenzierung entlang der Transportrouten des Pflanzenhormons Auxin statt, das nur in begrenzter Menge zur Verfügung steht. An die Stelle eines Hemmstoffs tritt hier also die Konkurrenz der parenchymatischen Zellen um ein für die Differenzierung notwendiges Signal (► Exkurs 12.1, ► Abschn. 11.3).

2.3.2 Abschlussgewebe

Bei krautigen Pflanzen und den krautigen Teilen von Holzpflanzen ist es meistens eine einzige Zellschicht, die als **primäres Abschlussgewebe** die Außenseite der Organe überzieht: die **Epidermis** (griech. *epi dérma*, Oberhaut). Wenn sie beim Dickenwachstum von Sprossen und Wurzeln oder durch Verletzung aufreißt, wird sie durch ein mehrschichtiges **sekundäres Abschlussgewebe (Periderm)** ersetzt. Dieses wird von einem eigenen Cambium gebildet, dem Phellogen oder Korkcambium. Die von diesem nach außen abgegebenen Korkzellen sterben nach Bildung der Suberinschichten ab und bilden den toten Kork (**Phellem**, griech. *phellós*, Kork) (► Abschn. 2.3.2.2). An Baumstämmen oder dicken, mehrjährigen Ästen sowie an Wurzeln führt das wiederholte Aufreißen von Korklagen zur vielfachen Neubildung von Korkcambien und Korklagen und damit letzt-

lich zur Bildung dicker, abgestorbener Zellmassen, die als **Borke** bezeichnet wird (► Abschn. 3.2.8.9).

Bei allen Abschlussgeweben grenzen die Zellen lückenlos aneinander; Interzellularen fehlen völlig. Die dadurch erreichte Festigkeit ist für die Funktion der Epidermis von entscheidender Bedeutung: zum einen wird, ähnlich wie bei der menschlichen Haut, ein Innenraum von der Umwelt abgegrenzt und chemisch wie auch mechanisch isoliert. Zum anderen begrenzt und steuert das Abschlussgewebe das Wachstum pflanzlicher Organe und bestimmt dadurch ihre Gestalt (► Exkurs 2.3). Der seitliche Zusammenhalt der Epidermis- und Korkzellen ist sehr fest, während diese Zellen mit den darunterliegenden Zellen nur wenige Plasmodesmen ausbilden. Häufig können daher Blattepidermen oder Korklagen als Häutchen vom darunterliegenden Gewebe abgezogen werden (► Abb. 2.11). Der lebenswichtige Gasaustausch mit der Außenluft wird in Epidermen über regulierbare **Spaltöffnungen** erreicht und im Korkgewebe durch den Einbau von **Lenticellen**.

Die Plastiden der meisten Epidermiszellen (mit Ausnahme der Schließzellen der Spaltöffnungen) sind Leukoplasten oder wenig entwickelte Chloroplasten, die kaum Grana aufweisen. In vielen Blütenblättern ist das Cytoplasma der Epidermiszellen jedoch mit Chromoplasten ausgefüllt, die für bestäubende Insekten attraktiv sind. Auch die in reifenden Früchten gebildeten Chromoplasten dienen der Anlockung von Tieren, hier zum Zweck der Ausbreitung von Früchten. Dieselbe Signalwirkung wird in anderen Fällen durch Vakuolenfarbstoffe (Chromochrome: Anthocyane, Betacyane, Flavonoide) erzielt. Oft treten beide Formen der Pigmentierung kombiniert auf, etwa in den Kronblättern (Petalen) des Stiefmütterchens (*Viola tricolor*).



► **Abb. 2.11** **a** Einschichtige Epidermis des Meerrettichbaums *Moringa oleifera* von der Laubblattunterseite. Die Zellen haften fest aneinander und sind lückenlos miteinander verzahnt. Die mit zahlreichen Chloroplasten ausgestatteten Schließzellen der Spaltöffnungen sind typische Idioblasten in diesem sonst einheitlichen Gewebe (vgl. auch ► Abb. 2.15e, f). Die Umrisse der darunterliegenden Zellen des Schwammparenchyms sind als dunkle Linien erkennbar. **b** Epidermis von der Unterseite des Eisbergsalats (*Lactuca sativa*). Hier sind die Zellen weniger stark verzahnt. In einem Mindestabstand zu bestehenden Spaltöffnungen wird ein neuer Spaltöffnungsapparat angelegt (weißer Rahmen). Man erkennt die größere Nebenzelle und die beiden kleineren, soeben geteilten Schließzellen. Der Spalt ist noch nicht angelegt. **c** Untere Epidermis eines Blatts der Weinrebe (*Vitis vinifera* cv. Müller-Thurgau). Die Spaltöffnungen treten hier deutlich aus der Epidermis hervor, auch sind einige Epidermiszellen infolge des Turgors kissenartig gewölbt. (a DIC-Aufnahme: V. Sahi; b DIC-Aufnahme: A. Häser; c KryoreM-Aufnahme: H.-H. Kassemeyer und M. Dürrenberger)

Abschlussgewebe können auch im Inneren des Pflanzenkörpers auftreten. Diese in der Regel einschichtigen

Endodermen grenzen als **Gewebescheiden** Leitgewebe physiologisch vom umgebenden Grundgewebe ab.

2

Exkurs 2.3 Epidermis und Steuerung des Wachstums

Die Epidermis der oberirdischen Organe (Spross, Blätter) spielt für die räumliche Organisation des Wachstums eine entscheidende Rolle. Dies hat damit zu tun, dass Pflanzenzellen in der Regel turgeszent sind, da im Zellinnern mehr osmotisch wirksame Substanzen (Ionen, Zucker, Proteine) gelöst sind als in ihrer Umgebung. Aufgrund der Semipermeabilität der Plasmamembran (► Abschn. 1.2.6.3) strömt Wasser in die Zelle hinein, während die Osmolyte von der Membran zurückgehalten werden. Die daraus resultierende Ausdehnung des Protoplasten wird durch die Zellwand (► Abschn. 1.2.8) aufgefangen, wodurch ein Turgordruck entsteht. Auf der Ebene eines Zellverbands verbinden sich die mechanischen Kräfte der einzelnen Zellen zu einem Gesamtdruck, der letztendlich die Ausdehnung des Organs (Wachstum) zur Folge hat.

So wie für die einzelne Zelle die Zellwand das Ausmaß und die Ausrichtung der Ausdehnung bestimmt (► Abschn. 1.2.8.2), werden diese Funktionen auf der Ebene des gesamten Organs durch die Epidermis ausgeübt. Aus physikalischer Sicht lässt sich ein wachsender Stengel als praller Luftballon beschreiben, über den Strumpf gespannt ist. Eine solche Struktur kann auf zweierlei Weise wachsen: entweder dadurch, dass der Luftballon noch praller aufgeblasen wird – dies entspräche der Zunahme des Turgordrucks, etwa durch Erzeugung osmotisch aktiver Substanzen etwa infolge des Abbaus von Stärke in Zucker – oder dadurch, dass die straffe Außenhaut gelockert wird, der Strumpf also ausleiert – bei einem wachsenden Pflanzenorgan entspräche dies einer Lockerung der Epidermis. In der Tat lässt sich mithilfe biophysikalischer Messungen zeigen, dass die Dehnbarkeit der Epidermis deutlich geringer ist als die des darunterliegenden Gewebes.

Das Pflanzenhormon Auxin (► Abschn. 12.3.4) übt seine wachstumssteigernde Funktion vor allem dadurch

aus, dass die Epidermis des Sprosses gelockert wird. Ein einfacher Versuch zeigt unmittelbar, dass in wachsenden Stengeln die inneren Gewebe durch eine straffe Epidermis in ihrer Ausdehnung begrenzt werden: Wenn man, etwa aus dem Blütenstängel des Gewöhnlichen Löwenzahns (*Taraxacum officinale*), kurze Stücke aus einem unverholzten Spross herausschneidet und diese in Längsrichtung einkerbt, rollen diese sich nach Art eines Bimetallstreifens nach außen auf, wenn man sie in Wasser legt. Dieses Phänomen erklärt sich dadurch, dass sich die inneren Gewebe, von der straffen Begrenzung der Epidermis befreit, stärker ausdehnen als die zuvor straff gespannte Epidermis, die nun sogar leicht zusammenschnurrt. Der zelluläre Mechanismus hinter der geringen Dehnbarkeit der Epidermis ist inzwischen gut verstanden: Die nach außen gewandte (zumeist deutlich dickere) Zellwand weist in ihren inneren (also jüngeren) Schichten eine besonders geordnete Textur von Cellulosemikrofibrillen auf. In schnell elongierenden Sprossen sind diese überwiegend quer orientiert. In Sprossen, die ihr Längenwachstum eingestellt haben oder sich sogar in Querrichtung ausdehnen (etwa dann, wenn ein Keimling auf dem Weg zur Erdoberfläche auf ein Hindernis stößt), ist die Cellulose in diesen Wandschichten dagegen schräg oder längs orientiert, wodurch die Dehnbarkeit der Epidermis abnimmt. Diesen Änderungen in der Ausrichtung der Cellulosemikrofibrillen gehen entsprechende Richtungsänderungen der corticalen Mikrotubuli voraus (► Abschn. 1.2.3.1). Über die corticalen Mikrotubuli lassen sich also gezielte und sogar lokal begrenzte Änderungen der Zellwanddehnbarkeit erzielen, was dann entsprechende Änderungen des Wachstums zur Folge hat. Die Epidermis wird damit zum wichtigsten Werkzeug für die Steuerung der pflanzlichen Morphogenese.

2.3.2.1 Epidermis und Cuticula

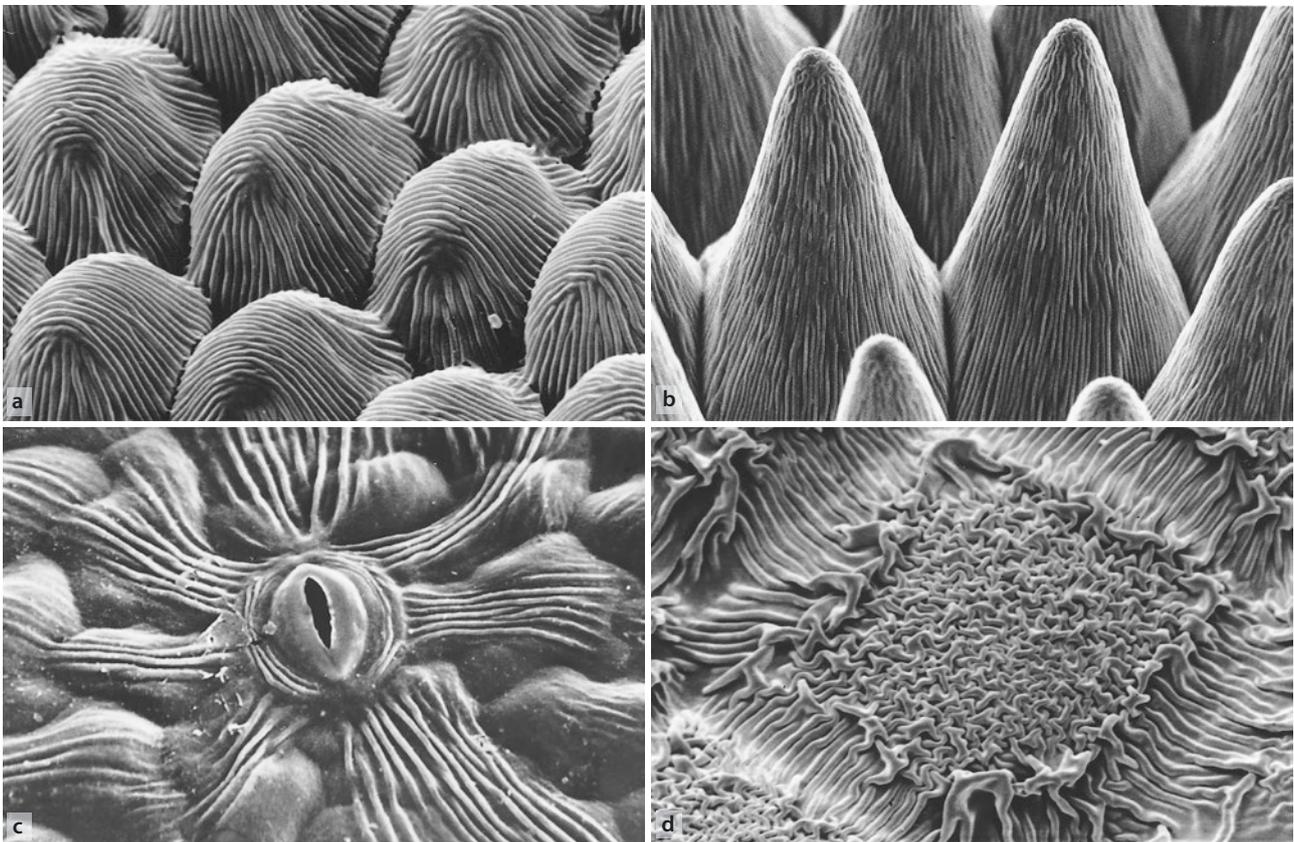
Der molekulare Bau der **Cuticula** (lat. *cutis*, Haut) ist darauf ausgerichtet, den Durchtritt von Wasser zu unterbinden (► Abschn. 1.2.8.6). Bei Pflanzen trockener Standorte kann die durch die Cuticula hindurch erfolgende Wasserverdunstung auf weniger als 0,01 % von der einer flächengleichen freien Wasserfläche reduziert sein. An Stellen, an denen die Epidermis durchlässig sein muss (beispielsweise über Drüsenzellen), kann die Cuticula porös oder rissig sein. Die Epidermen resorbierender Organe tragen überhaupt keine Cuticula. Das

gilt allgemein für die **Rhizodermis**, das primäre Abschlussgewebe junger Wurzeln.

Die Cuticula hat die Fähigkeit zu unbegrenztem Flächenwachstum. Im Gegensatz zu Insekten, deren Cuticula analog zur Pflanzencuticula die Verdunstung vermindert, kommt es bei wachsenden Pflanzenteilen zu keiner Häutung. Vielmehr wächst die Cuticula mit der wachsenden Epidermis ständig mit. Extrazelluläre Cutinasen machen die molekular vernetzte Cutinmatrix plastisch dehnbar und befähigen sie zur Einlagerung von neuem Cutin und Wachs.

Nicht selten geht das Flächenwachstum der Cuticula über das der Epidermis hinaus, es entstehen Cuticularfalten, die über Zellgrenzen hinwegreichen (■ Abb. 2.12). Die **Cuticularfältelung** vermindert die Benetzbarkeit. Wassertropfen können wegen ihrer hohen Oberflächenspannung nur die äußersten Grate der Cuticularleisten berühren und rollen ab. Dieser Effekt wird oft durch eine Vorwölbung der Epidermiszellen verstärkt (**Papillenbildung**). Bei Regen haben ständig abrollende Wassertropfen eine stark reinigende Wirkung. Dabei werden auch mögliche pathogene Pilzsporen weggewaschen, die ebenfalls nur locker auf den Cuticularfalten liegen. Dieselbe Reinigungsfunktion der Oberflächen kann alternativ auch durch ein **epicuticulares Wachs** wahrgenommen werden. Solche Oberflächenüberzüge aus Wachskristallen sind schon mit bloßem Auge als blaugrauer Wachsreif erkennbar (z. B. glauke Kohlsorten, Pflaumen, Weinbeeren; extrem bei der Wachspalme *Copernicia*, deren stabförmige Wachskristalle bis 20 µm lang und als Carnaubawachs verwendet werden). Im Rasterelektronenmikroskop zeigen sich die epicuticularen Wachse als sehr vielgestaltig (■ Abb. 2.13). Die Form dieser Oberflächenstrukturen hängt mit der

chemischen Zusammensetzung der Wachse zusammen (natürlich organisieren sich diese Wachse *in vitro* in anderen Strukturen). Die Selbstorganisation der Wachsmuster lässt sich also nicht vollständig auf molekulare Parameter zurückführen, sondern man muss davon ausgehen, dass geometrische Strukturen der Zellwand für das entstehende Muster von Bedeutung sind. Wachsoberzüge treten nie gleichzeitig mit einer Cuticularfältelung auf. Die Oberflächen vieler Pflanzenorgane kann durch solche Wachsoberzüge völlig unbenetzbar werden (z. B. die Blattoberseite der Kapuzinerkresse oder der Lotosblume *Nelumbo nucifera*). Die technische Nachbildung dieses Prinzips in der **Bionik** führte zur Entwicklung spezieller Farben, die eine raue Mikrostruktur vermitteln und dazu führen, dass Schmutzpartikel und Wassertropfen leicht von Oberflächen wie Wänden und Fensterscheiben abperlen (**Lotuseffekt**). Wird die Wachsschicht der Pflanzen beschädigt, etwa durch Berührung oder Abwischen, wird sie innerhalb kurzer Zeit regeneriert, indem Wachse durch die Cuticula sezerniert werden. Die Wachsmoleküle gelangen dabei vermutlich mit dem durch die Cuticula diffundierenden Wasser an die Oberfläche der Epidermis.



■ **Abb. 2.12** Cuticularfältelung. **a** Obere Blütenblattepidermis der Hundskamille *Cota* (= *Anthemis tinctoria*) (140 ×). **b** Das gleiche Gewebe bei *Viola tricolor*; hier sind die Epidermiszellen noch stärker vorgewölbt als bei *Cota*, „papillös“ (95 ×). **c** Laubblattunterseite von *Parthenocissus tricuspidata*, mit Spaltöffnung (700 ×). **d** Samenkornoberfläche der Cactacee *Eriosyce islayensis* (120 ×). (REM-Aufnahmen a, W. Barthlott und N. Ehler; b, d W. Barthlott)

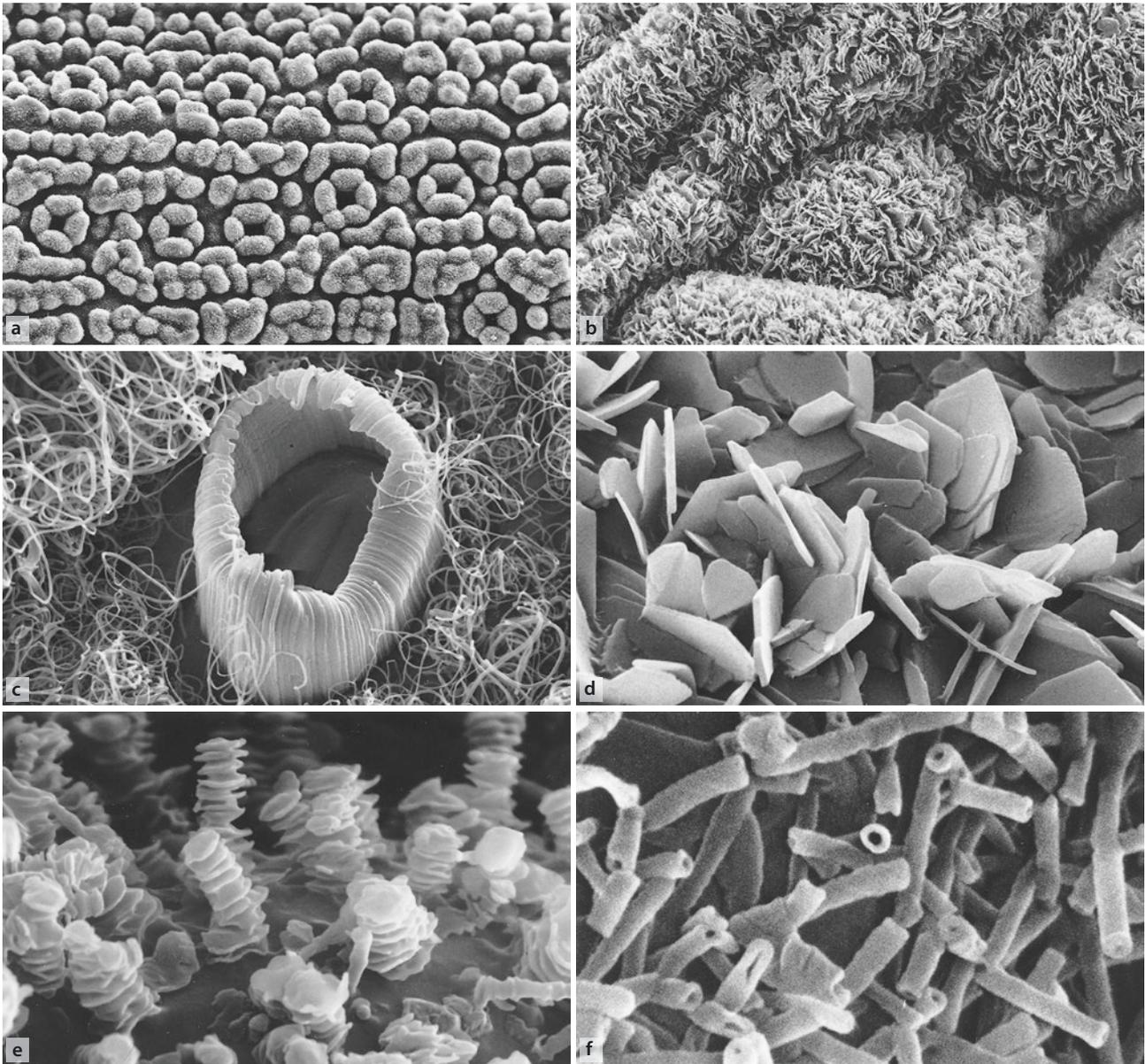


Abb. 2.13 Epicuticulare Wachse. **a** Nadelunterseite der Eibe *Taxus baccata*, Übersichtsbild; die vorgewölbten Epidermiszellen sind von einem dichten Wachsreif überzogen, der aus Wachsröhrchen besteht (vgl. F); die Spaltöffnungen sind zwischen 4–6 Nachbarzellen eingesenkt (230 ×). **b** Blattoberfläche des Johanniskrauts *Hypericum buckleyi*, zum Teil aggregierte Wachsplättchen (1360 ×). **c** Für viele Monokotylen (hier als Beispiel *Heliconia collinsiana*) sind lange Wachshaare typisch; rund um die Spaltöffnung eine Wachsmanschette (1280 ×). **d** Wachsplättchen bei *Lecythis chartacea* (5400 ×). **e** Quergeriefte Wachsstäbchen bei *Williamodendron quadrilocellatum*; solche Wachstürmchen sind typisch z. B. für Magnoliaceen, Lauraceen und Aristolochiaceen (6200 ×). **f** Wachsröhrchen, hier beim Geißblatt *Lonicera tatarica*, bilden sich, wenn als Hauptkomponenten β -Diketone oder 10-Nonacosanol auftreten (23 000 ×). (REM Aufnahmen: W. Barthlott)

Die Sekretion von Cutinmonomeren und Wachs wird immer dann stimuliert, wenn Zellen an nicht mit Wasserdampf gesättigte Luft grenzen. Sogar die Interzellularen des Mesophylls sind mit einer sehr zarten, nur bei Benetzungsversuchen und im EM bemerkbaren Cutinschicht ausgekleidet (**Innencuticula**). Extrem dicke Cuticulae mit zusätzlichen Cuticularschichten lassen sich an ausdauernden Blättern und Sprossachsen von

Pflanzen sehr trockener Standorte finden, z. B. bei Kakteen und Agaven. Die Spaltöffnungen sind in diese mächtige Außenschicht eingesenkt, sodass der Wasserverlust durch Transpiration vollständig verhindert wird (**Xeromorphosen**, griech. *xeros*, trocken). Solche Oberflächenschichten sind chemisch und mechanisch sehr widerstandsfähig und können den Kauwerkzeugen kleinerer Tiere widerstehen. In anderen Fällen kommt es zur

Verkalkung oder häufiger zur Verkieselung der Epidermisaußenwände, die dadurch starr werden. Eine besonders starke Verkieselung findet sich z. B. bei Gräsern und Riedgräsern. Schachtelhalme wurden früher aufgrund dieser Eigenschaft zum Polieren von Zinngeschirr benutzt (Zinnkraut).

Die Zellwände der Epidermen von Früchten und Samen weisen eine besonders reiche strukturelle und stoffliche Vielfalt auf. Häufig sind solche Epidermen im trockenen Zustand fest oder gar hornartig, quellen aber in Wasser stark auf und werden dabei weich und schleimig.

Bei manchen Blättern übernehmen die Epidermen die Funktion eines Hydrenchyms. Ihre Zellen sind dann besonders groß und können infolge perikliner Teilungen der Protodermiszellen auch in mehreren (bis zu 15) Lagen übereinander liegen. In anderen Fällen, z. B. in den Blättern hartlaubiger Gewächse, dienen mehrschichtige Epidermen der Verfestigung (■ Abb. 3.72).

Spaltöffnungen (Stomata, griech. *stoma*, Mund) sind charakteristisch für cutinisierte Epidermen. Gehäuft finden sie sich meistens an Laubblattunterseiten, doch kommen sie auch in den meisten Epidermen von Sprossachsen und Blütenblättern vor, nie jedoch im Abschlussgewebe von Wurzeln.

Jedes Stoma besteht aus zwei länglichen **Schließzellen** (mit Chloroplasten), die nur an ihren Enden fest miteinander verbunden sind, während die mittleren Bereiche durch einen schizogen gebildeten Interzellularspalt, den Porus, voneinander getrennt sind. Der Porus stellt durch Epidermis und Cuticula hindurch die Verbindung zwischen Außenluft und dem besonders großen Interzellularraum des Mesophyll- bzw. Rindengewebes her. Die Weite des Porus kann kurzfristig durch Verformungen der Schließzellen reguliert werden. Der Spalt, der von den Bauchwänden der Schließzellen begrenzt wird, ist umso weiter geöffnet, je höher der Turgor der Schließzellen ist (■ Abb. 2.14, ► Abschn. 15.3.2.5). Die Stomata sind die

entscheidenden Regulatoren des Gasstoffwechsels und der Transpiration (► Abschn. 14.2.4.1 und 14.4.7).

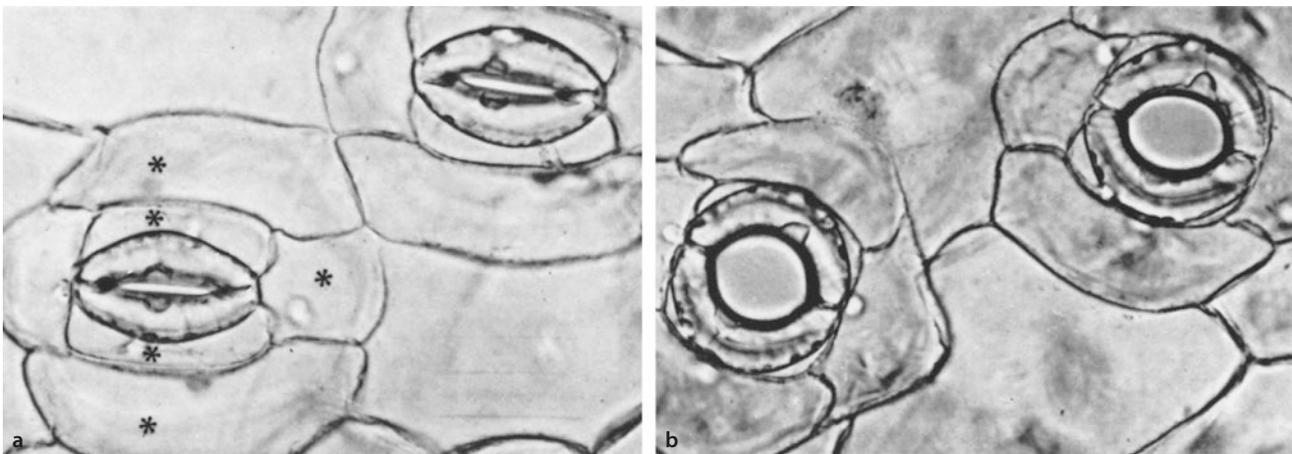
Selbst an Laubblattunterseiten, die in der Regel zwischen 100 und 500 Stomata pro Quadratmillimeter aufweisen, macht das Porenareal auch bei voll geöffneten Spalten nur 0,5–2 % der Blattfläche aus. Dennoch kann die stomatäre Transpiration das bis über 23-Fache der Evaporation (Verdunstung einer freien Wasseroberfläche) erreichen, andererseits allerdings auch bis auf fast null gedrosselt werden.

Die Schließzellen sind typische Idioblasten der Epidermen, sie weichen nach Form und Größe sowie in der Regel durch den Besitz stärkehaltiger Chloroplasten von den übrigen Epidermiszellen ab. Manchmal gilt das bis zu einem gewissen Grad auch für ihre unmittelbaren Nachbarzellen, die dann als **Nebenzellen** bezeichnet werden und gemeinsam mit den Schließzellen aus einem Meristemoid hervorgegangen sind (■ Abb. 2.11). Spaltöffnungen und Nebenzellen bilden gemeinsam den Spaltöffnungsapparat, der aus dem Blickwinkel der Blattentwicklung dem Endzustand eines Meristemoids entspricht (■ Abb. 2.14 und 2.15b, c, e).

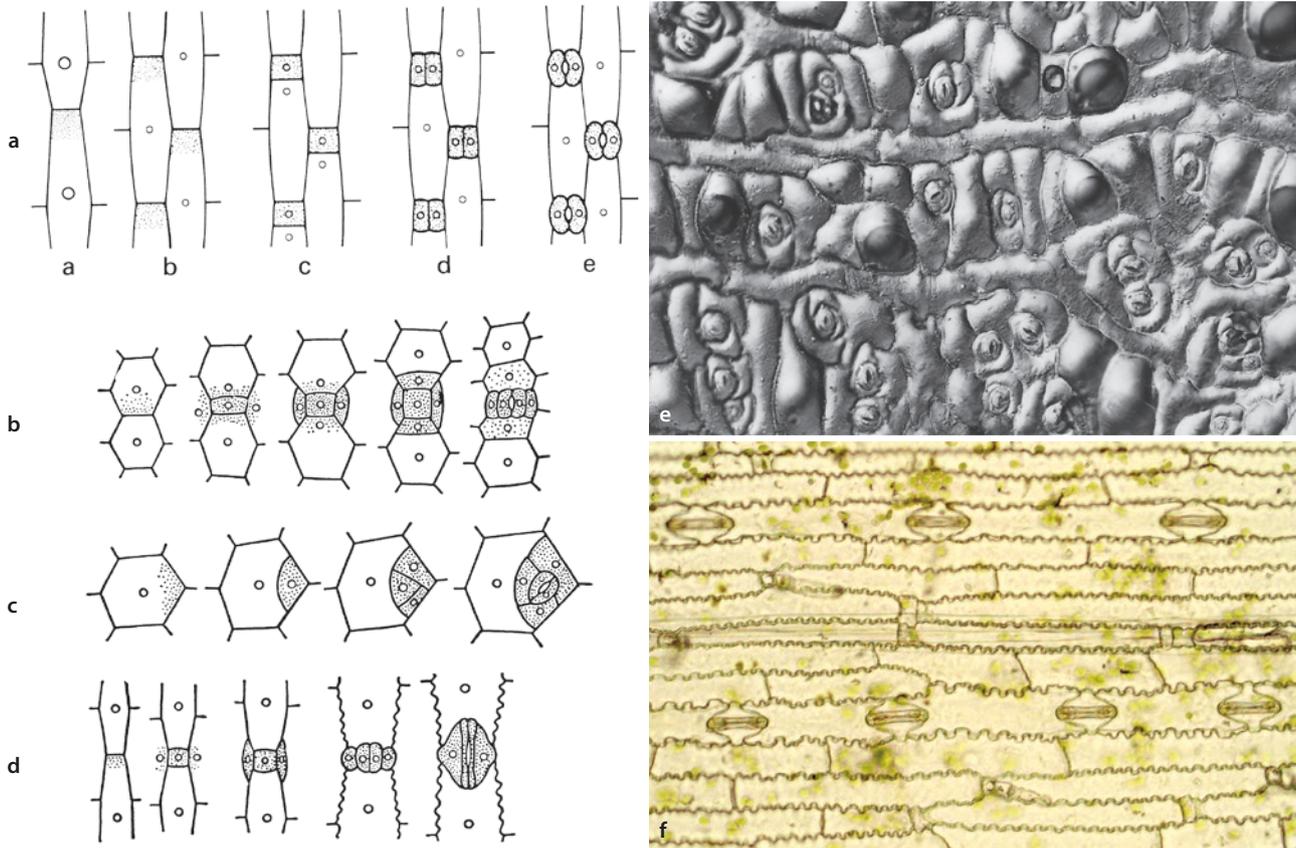
Bei den Gräsern haben die Schließzellen hantelförmige Gestalt. Da sie durch starke Wandverdickung in der Mitte eingeschnürt sind, blähen sich die dünnwandigen Zellenden blasenförmig auf bei Aufnahme von Wasser. Die maximal erreichbaren Spaltweiten sind bei diesem Poaceen- oder Gramineentyp jedoch gering (bei Weizen 7 µm).

Es gibt zahlreiche Typen von Spaltöffnungen, unter denen der Koniferentyp durch besondere Komplexität hervorsteht. Die Spaltöffnungen sind bei den Nadeln der Koniferen tief eingesenkt (■ Abb. 3.66). An ihren Turgorbewegungen nehmen Nebenzellen mit ebenfalls sehr ungleichmäßig verdickten und partiell verholzten Wänden aktiv teil.

Den als Luftspalten fungierenden Stomata sind die bei manchen Pflanzen ausgebildeten Wasserspalten oder



■ Abb. 2.14 Stomata von *Commelina communis*, links **a** in 200 mM Saccharoselösung entspannt, rechts **b** in Wasser prall turgeszent mit weit geöffnetem Porus; in diesem Zustand sind die Schließzellen verlängert und die Nebenzellen (*) verformt. (400 ×). (Nach K. Raschke)



▣ **Abb. 2.15** Entwicklung der Stomata bei Schwertlilie (*Iris*, a), Dreimasterblume (*Tradescantia*, b), der Fetthenne (*Hylotelephium*, c) und Mais (*Zea mays*, d); Meristemoide und Spaltenapparate punktiert. e Aufsicht auf untere Blattepidermis von *Hylotelephium telephium* ssp. *maximum* (vgl. C) mit Gruppen von Spaltöffnungen und Nebenzellen zwischen zum Teil papillösen Epidermiszellen (60 ×). f Untere Blattepidermis von Mais (vgl. D; 75 ×). (a–d nach E. Strasburger und A. de Bary)

Hydathoden homolog, die der Abscheidung von flüsigem Wasser dienen (Guttation, lat. *gutta*, Tropfen; ▶ Abschn. 14.2.4.2). Sie sind z. B. verantwortlich für die scheinbaren Tauperlen an den Blättern der Kapuzinerkresse. Enthält das ausgeschiedene Wasser viel Calciumhydrogencarbonat, wie bei kalkbewohnenden Steinbrech- (*Saxifraga*-) Arten, bilden sich an den Hydathoden weiße Schüppchen aus Calciumcarbonat. Eine weitere homologe Struktur sind die Nektarspalten, die bei vielen Nektardrüsen (Nektarien) für die Abscheidung zuckerhaltiger Sekrete verantwortlich sind.

Viele Epidermen sind behaart. Häufig wachsen einzelne Epidermiszellen zu Haaren aus oder sie werden Initialzellen eines Meristemoids, aus dem sich mehrzellige Haare bilden können. Die Vielgestaltigkeit der **Pflanzenhaare (Trichome)** ist außerordentlich. In ▣ Abb. 2.16 sind einige Beispiele wiedergegeben. Entsprechend vielseitig ist auch ihre Funktion. Durch Haarzellen, die von den anderen Epidermiszellen abweichen und daher als Idioblasten zu definieren sind, können Epidermen weit über ihre primäre Funktion als Abschlussgewebe hinaus auch Absorptions- oder Sekretionsaufgaben übernehmen.

Epidermale Haare können sehr verschiedene Längen erreichen und manchmal nur als papillöse Vorwölbungen ausgebildet sein. Solche lokalen Vorwölbungen von Epidermiszellen haben Linsenwirkung. Sie lassen Oberflächen glänzen, was bei Blütenblättern der Anlockung von Insekten dienen kann. Dagegen dienen die **Wurzelhaare** (▣ Abb. 3.76) der Stoffaufnahme. Frucht- und Samenhaare können die Ausbreitung durch den Wind fördern. Zu den Samenhaaren zählt auch das wirtschaftlich sehr bedeutende **Baumwollhaar**. Baumwollhaare werden trotz ihrer Einzelligkeit bis über 5 cm lang und bilden vergleichsweise dicke, aus fast reiner Cellulose bestehende Sekundärwände mit charakteristischer Schraubentextur, bevor sie schließlich durch programmierten Zelltod absterben.

Eine dichte, wollige Behaarung kann die Transpiration stark reduzieren und tritt daher oft bei Pflanzen auf, die an Trockenheit angepasst sind (Xerophyten). Hingegen nutzen viele in Nebelgebieten wachsende Pflanzen ihre Behaarung, um Wasser aus durchziehenden Nebelschwaden aufzunehmen. Ähnlich wie Wurzelhaare sind diese Haare also als Absorptionsstrukturen zu klassifizieren. Tote, luftgefüllte Haare streuen Licht. Sie erscheinen deshalb schneeweiß und können als Strahlenschutz fungieren. In anderen Fällen werden hakige **Klimmhaare** zum Festhalten windender oder kletternder Sprosse gebildet. Beispiele dafür wären der Hopfen und das Kletten-Labkraut (*Galium aparine*). Ähnliche Haarbildungen können die Frucht- und Samenausbreitung fördern. Dem Schutz zarter Blattorgane vor Tierfraß dienen derbe, oft zusätzlich verzweigte **Borstenhaare** mit verkieselten, harten Zellwänden. Einen raffinierten Sonderfall stellen **Brennhaare** dar. Das

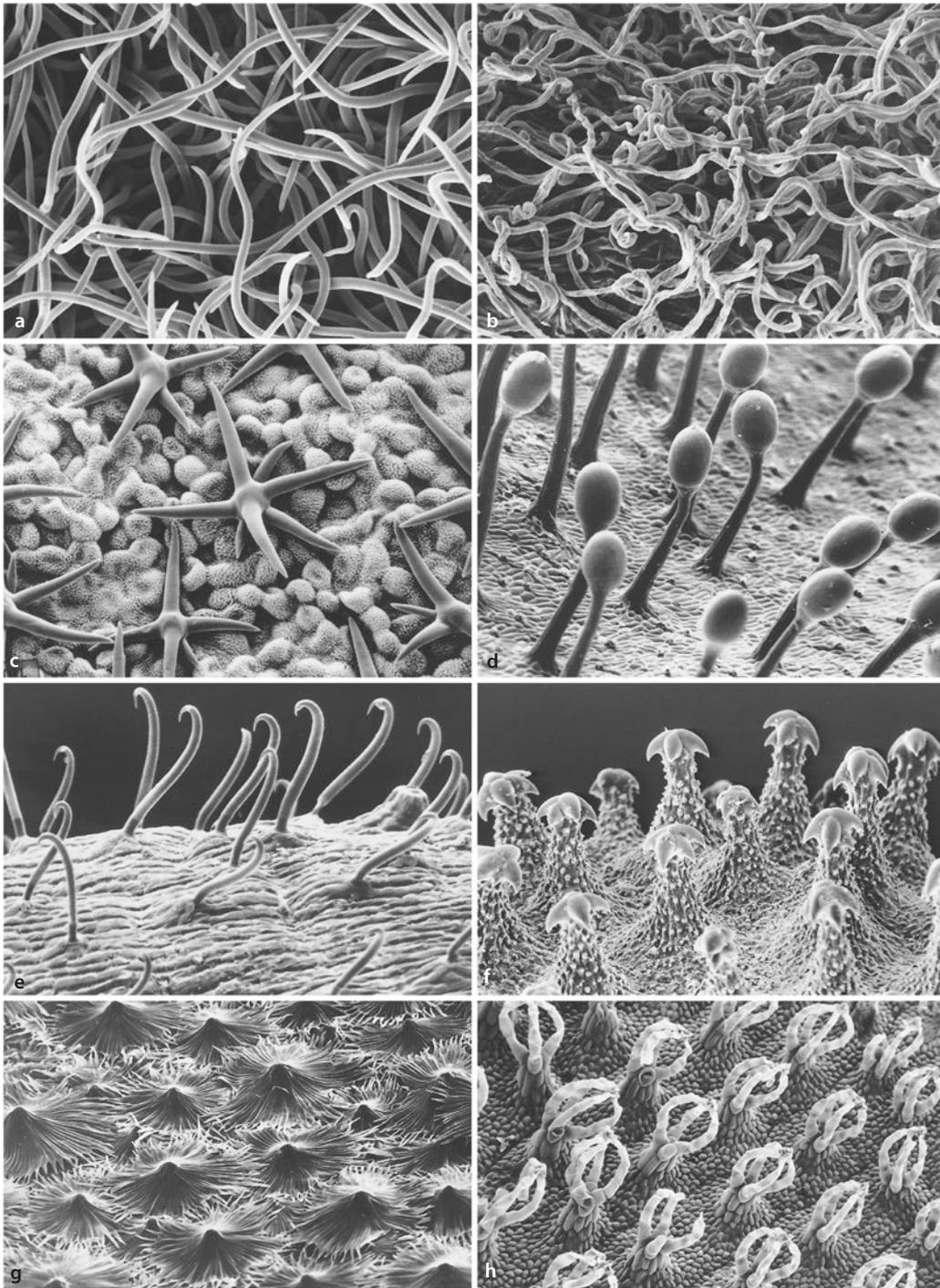


Abb. 2.16 Trichome. **a** Einzellige Haare an der Blattunterseite der Brombeere (400 ×). **b** Hygroskopische Haare an der Blattunterseite der Silberwurz *Dryas octopetala* (350 ×). **c** Sternhaare von *Virola surinamensis* (Myristicaceae), einem Baum des Regenwalds; die papillösen Epidermiszellen sind mit Wachstreifen ausgestattet, die Haare ohne epicuticulares Wachs (285 ×). **d** Drüsententakel des Sonnentaus *Drosera capensis* (65 ×). **e** Klettthaare von Bohnenblättern; Bohnenstroh wurde früher oft Matratzenfüllungen zugesetzt als Mittel gegen Läuse und Wanzen (220 ×). **f** Klettwirkung haben auch die widerhakigen Gebilde auf der Samenschale der Hundszunge *Cynoglossum officinale*, einem Raublattgewächs (60 ×). Hier handelt es sich allerdings eigentlich nicht um Haare, sondern um Emergenzen, da auch subepidermales Gewebe am Aufbau dieser vielzelligen Gebilde beteiligt ist; ähnliche Bildungen werden bei anderen Pflanzen aber auch durch (z. T. sogar einzellige) Haare realisiert. **g** Vielzellige, konzentrisch gebaute Schülferhaare des Sanddorns *Hippophae rhamnoides*, die über der eigentlichen Epidermis eine transpirationsmindernde Lage bilden (160 ×). **h** Haarkrönchen auf Schwimmblättern des Wasserfarns *Salvinia natans* (50 ×). Da diese Haare mit epicuticularem Wachs überzogen sind, machen sie die Blattoberfläche unbenetzbar und reißen beim gewaltsamen Untertauchen Luftblasen mit, die das Blatt wieder an die Oberfläche ziehen. (REM-Aufnahmen: c–f nach W. Barthlott; g nach C. Grünfelder)

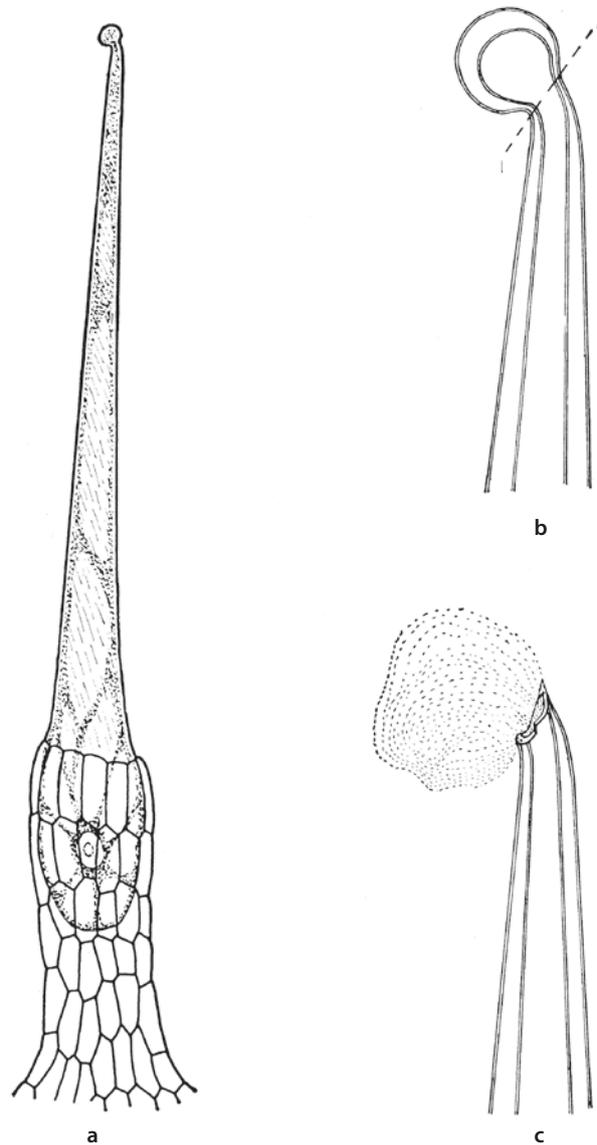
Brennhaar der Brennnesseln (*Urtica*-Arten, ■ Abb. 2.17) ist eine große Zelle mit polyploidem Kern, die durch einen vielzelligen Sockel (eine Emergenz, siehe nächsten Absatz) aus der Epidermis von Blättern und Sprossen herausgehoben ist. Ihr kopffartig verdicktes Vorderende bricht bei Berührung an einer verkieselten Dünnstelle der Wand ab. Das Brennhaar wirkt in diesem Zustand wie eine Injektionsspritze: Der Zellsaft wird ausgedrückt und kann durch seinen Gehalt an Ameisensäure, Acetylcholin und Histamin schmerzhafte Entzündungen auslösen. Wie in allen großen Zellen, so ist auch in Wurzelhaaren, wachsenden Baumwollhaaren und eben auch in den Brennhaaren von *Urtica* eine kräftige Plasmaströmung zu beobachten. An den Brennhaaren der Brennnessel wurde dieses Phänomen vor über 300 Jahren entdeckt (Robert Hooke, *Micrographia*, 1665). Haare können schließlich auch die Aufnahme von Reizen vermitteln (**Fühlhaare**, z. B. bei der Venusfliegenfalle *Dionaea*). Besonders häufig sind **Drüsenhaare**, die fast immer eine vergrößerte Terminalzelle oder ein mehrzelliges Köpfchen tragen (■ Abb. 2.16d, 2.32c, d, und 11.3).

Als **Emergenzen** werden vielzellige Auswüchse bezeichnet, an deren Entstehung sich auch subepidermales Gewebe beteiligt. Ähnlich wie Trichome sind Emergenzen in Struktur und Funktion sehr vielfältig. Sie können aber wesentlich größer werden. Beispielsweise werden Drüsenhaare in vielen Fällen durch funktionsgleiche, makroskopische Drüsenzotten vertreten (■ Abb. 2.33). Das Fruchtfleisch der *Citrus*-Früchte wird von inneren Emergenzen gebildet, die als Saftschläuche in die Fächer des Fruchtknotens hineinwachsen. Auch die Stacheln der Rosen und Brombeeren sind Emergenzen und keine Dornen. Wirkliche Dornen im botanischen Sinn entsprechen entweder abgewandelten Blattorganen (z. B. bei Sauerdorn, Kakteen) oder gar ganzen Kurzsprossen (z. B. Schlehe, Feuerdorn).

2.3.2.2 Periderm

Werden die direkt aus den Meristemen entstandenen **primären Abschlussgewebe** unterbrochen, etwa durch Verletzung oder wenn die Oberfläche infolge des Wachstums aufreißt, entsteht aus den darunterliegenden Gewebeschichten ein **sekundäres Abschlussgewebe**. Hierbei gliedert ein periklines, d. h. parallel zur Organoberfläche orientiertes Korkcambium (**Phellogen**) nach innen eine dünne, oft chloroplastenhaltige Schicht parenchymatischer Zellen ab, das **Phelloderm**. Es wird z. B. beim Abschälen von Holunderzweigen oder Buchenstämmen als grüne Gewebeschicht sichtbar. Nach außen wird Korkgewebe (**Phellem**) gebildet. Der gesamte Gewebekomplex (Phellogen, Phelloderm und Phellem) wird als **Periderm** oder auch Korkgewebe bezeichnet (■ Abb. 2.19c).

Oft ist Korkgewebe nur wenige Zelllagen dick (z. B. Kartoffelschalen, die weißen Korkfahnen junger Birkenstämmen). Doch können Korkcambien auch länger aktiv bleiben und zentimeterdickes Korkgewebe bilden. Das bekannteste, auch wirtschaftlich bedeutende Beispiel ist die Kork-Eiche, *Quercus suber*. Etwa 15 Jahre alte Stämme dieses mediterranen Baumes werden geschält, d. h. ihr Periderm wird entfernt. Einige Zelllagen unter der Schälfläche entsteht ein neues, besonders aktives Phellogen, das jahrelang tätig bleibt und den technisch verwertbaren Flaschenkork liefert. Nach etwa zehn Jahren kann der gebildete Kork geerntet und der Vorgang wiederholt werden. Spindelsträucher (*Euonymus*) sowie bestimmte Rassen der Feld-Ulme und des Feld-Ahorns bilden auffällige Korkleisten an jüngeren Zweigen (■ Abb. 3.54a). Bei der Buche bleibt das Korkcambium ständig aktiv, sodass sich eine einheitliche, dicke Korklage rund um Stämme und Äste bildet.

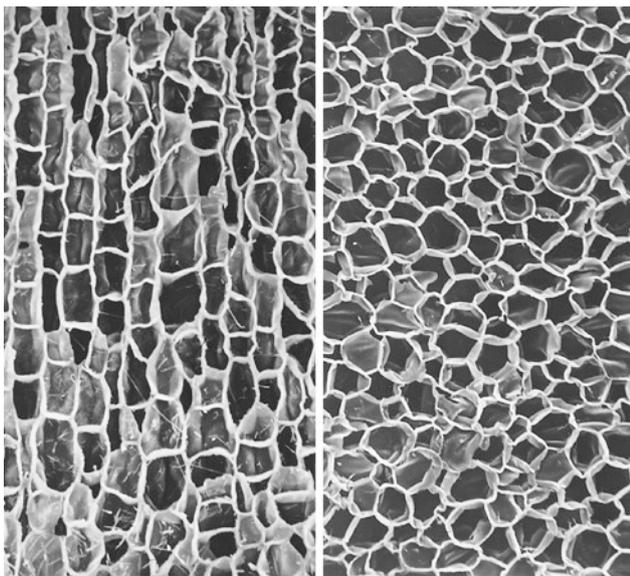


■ Abb. 2.17 Brennhaar der Brennnessel *Urtica dioica* (a, 60 ×). b Verkieseltes Ende mit präformierter Abbruchstelle (400 ×). c Nach Abbrechen des Köpfchens tritt der giftige Zellsaft aus (400 ×). (Nach D. von Denffer)

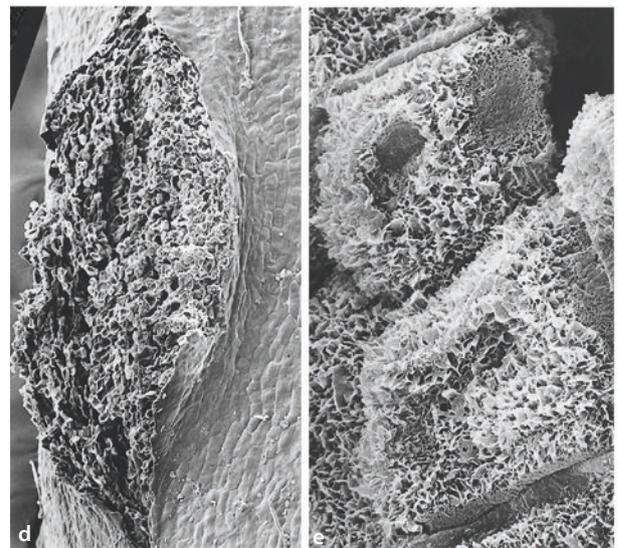
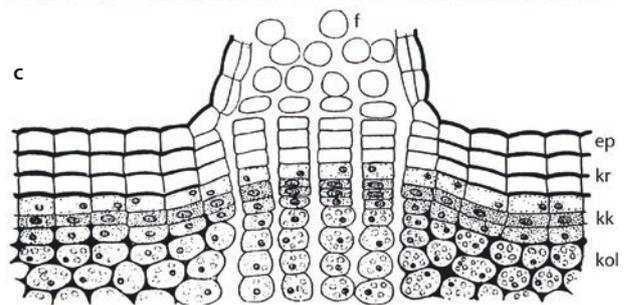
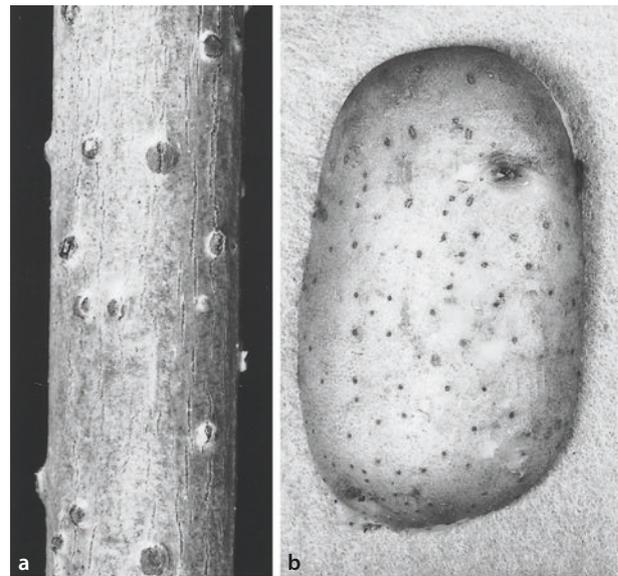
Auf zellulärer Ebene zeigt sich die Verkorkung als Akkrustierung einer wasserundurchlässigen, an das Sakkoderm angelagerten Suberinschicht (► Abschn. 1.2.8.6). Ist die Wandbildung beendet, sterben die Korkzellen ab und füllen sich mit Gas. Deshalb ist Korkgewebe sehr leicht, elastisch (gekammertes Luftpolster!) und isoliert hervorragend gegen Wärme und Strahlung. Gewerblich kann es zur Schalldämpfung und -isolierung benützt werden. Die Braunfärbung der meisten Korke beruht auf der Einlagerung von Gerbstoffen, die gegen das Eindringen von Parasiten (Insekten, Pilze) schützen.

Schon dünne Korkhäute vermindern die Transpiration stärker als cutinisierte Epidermen. Wie jedes Abschlussgewebe ist auch Kork frei von Interzellularen. Das ist im Hinblick auf die Entstehungsweise nicht selbstverständlich, denn das Phellogen bildet sich als sekundäres Meristem in einem Parenchym (z. B. dem Rindenparenchym einer Sprossachse), das von einem zusammenhängenden Interzellularensystem durchzogen ist. Bei der Reembryonalisierung werden aber die Interzellularen in der Ebene des künftigen Korkcambiums durch lokales Wachstum der einzelnen Zellen verschlossen. Die Teilungen im einschichtigen Phellogen erfolgen ausschließlich so, dass die neuen Zellwände periklin (also parallel zur Oberfläche) orientiert sind. Die im Querschnitt erkennbare, regelmäßige Zellanordnung beruht auf synchronen Zellteilungen im Phellogen. Dagegen sind im tangentialen Längsschnitt noch die Umrissformen der ursprünglichen Parenchymzellen erkennbar (■ Abb. 2.18).

Wäre die Oberfläche von Sprossachsen von einer durchgängigen Korkschicht bedeckt, wäre der Gasaustausch unterbrochen, sodass die Atmung der Zellen im Inneren der Stämme und Zweige unmöglich wäre. Der notwendige Gasaustausch wird jedoch durch **Korkporen** (**Lenticellen**; lat. *lenticula*, kleine Linse; ■ Abb. 2.19) gewährleistet. Hier entstehen aus dem Phellogen keine dicht zusammenschließenden Zellen, sondern abgerun-



■ **Abb. 2.18** Korkgewebe. Flaschenkork, gewonnen von der Kork-Eiche *Quercus suber*. Links Querschnitt, vom Phellogen abgegliederte Zellreihen ohne Interzellularen; rechts tangential, Umrissformen der zu Phellogeninitialen umfunktionierten Zellen des ursprünglichen Rindenparenchyms noch erkennbar (210 ×). (REM-Aufnahmen: C. Grünfelder)



■ **Abb. 2.19** Korkporen. **a** Zweijähriger Holunderzweig mit Lenticellen (1,7 ×). **b** Korkhaut der Kartoffelknolle mit zahlreichen Lenticellen. **c** Histologie von Kork und Lenticelle (120 ×). **d** Lenticelle von *Akebia quinata* (50 ×). **e** Füllzellen vom gleichen Objekt mit Oberflächenwachs (1640 ×). – ep Epidermis, f Füllzellen der Korkpore, kr Kork, kk Korkcambium, kol Kollenchym. (c nach K. Mägdefrau; d, e REM-Aufnahmen: C. Neinhuis und W. Barthlott)

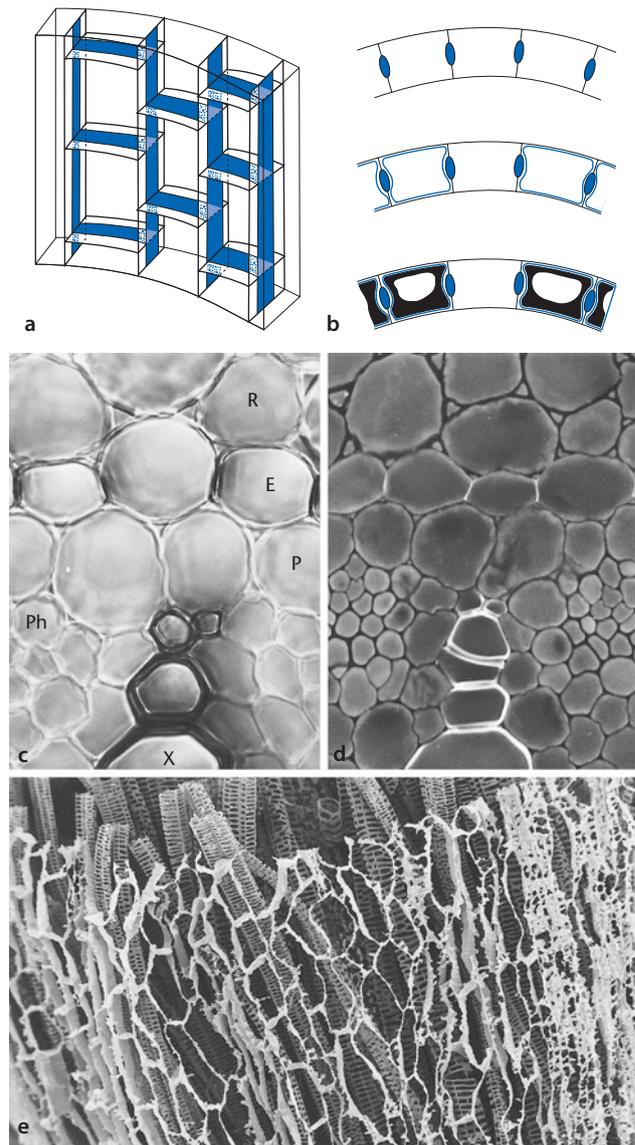
dete, nur lose zusammenhängende Korkzellen, zwischen denen Wasserdampf, Sauerstoff und CO_2 diffundieren können. Häufig bilden sich diese Lenticellen, dort, wo sich im primären Abschlussgewebe Schließzellen befinden haben. Die Zellen der Korkporen, die insgesamt eine mehligte Masse bilden, sind auf ihrer Oberfläche dicht mit kleinen Wackskristallen besetzt und dadurch nicht mit Wasser benetzbar. Auch bei Dauerregen laufen die Lenticellen daher nicht mit Wasser voll, sondern bleiben für den Gasaustausch offen. In Korkstopfen müssen die Korkporen quer orientiert sein, sonst wäre der Flaschenverschluss nicht dicht.

Als **Cutisgewebe** bezeichnet man ein Abschlussgewebe mit schwach suberinisierten, lebenden Zellen. Manchmal handelt es sich dabei um Epidermen, häufiger um eine interzellularenlose Zellschicht unmittelbar unter der Epidermis, die als Hypodermis bezeichnet wird. Cutisgewebe bildet sich häufig auch bei der Vernarbung von Blattbasen nach dem Laubfall oder nach dem Abwurf von Früchten und dergleichen. Dem programmierten Abfallen solcher Organe (**Abscission**) geht die Bildung eines zartwandigen, cambiumähnlichen Trenngewebes voraus, was hormonell durch ein Wechselspiel aus Auxintransport und die Synthese von Abscisinsäure gesteuert wird.

2.3.2.3 Endodermis

Auch im Inneren des Pflanzenkörpers kommen Abschlussgewebe (Endodermen, griech. *endo-*, innen) vor. In allen Wurzeln trennen sie das zentral gelegene Leitgewebe, den Zentralzylinder, vom umgebenden Rindenparenchym (Abb. 3.83, 3.84, und 3.85), doch auch in Sprossachsen und Blättern sind sie nicht selten. Ihre Funktion besteht darin, zwei Gewebe chemisch voneinander zu separieren. Daher unterscheiden sie sich auffällig von den angrenzenden Geweben.

Im primären Zustand sind die radialen Zellwände der Wurzelendodermis in einem rings um jede Zelle laufenden, bandförmigen Bereich chemisch verändert. Dieser Bereich wird nach seinem Entdecker als **Caspary-Streifen (CS)** bezeichnet (Abb. 2.20). Er ist frei von Plasmodesmen. Die Plasmamembran haftet so fest an ihm, dass sie sich selbst bei Plasmolyse nicht vom CS ablöst. Im CS ist die Zellwand selbst mit Lignin und lipophilen Substanzen, später auch mit Suberinen inkrustiert und impermeabel, worauf die physiologische Wirkung des CS und der Endodermis insgesamt beruht: In der Absorptionszone von Wurzeln können einströmendes Wasser und darin gelöste Mineralionen durch die lockeren Zellwände des Rindenparenchyms durch den gesamten Apoplasten außerhalb der Endodermis gelangen. Die Gesamtoberfläche aller Zellen des Rindenparenchyms stellt eine enorme Absorptionsfläche dar. Der extrazelluläre, apoplastische Diffusionsweg wird nun an der Endodermis durch den CS versperrt. Wasser und Ionen können daher nur symplastisch in den Zentralzylinder gelangen (Abb. 14.8). Die Spezifität der Membrantransporter/kanäle sorgt dabei für eine Selektion der aufzunehmenden Ionen. Die Endodermiszellen sezernieren die Ionen überwiegend aktiv durch die Plasmamembran in den Zentralzylinder, wo sie dann wieder im Apoplasten (d. h. in den toten Gefäßen des Zentralzy-



■ **Abb. 2.20** Endodermis und Caspary-Streifen (CS). **a, b** Schema, räumlich (CS schwarz) und im Querschnitt, primärer, sekundärer und tertiärer Zustand (eine Durchlasszelle). **c, d** Wurzelendodermis (E) von *Clivia nobilis* im primären Zustand (350 ×). Wurzelquerschnitt; in der Abbildung unterhalb (in der Wurzel innerhalb) davon Leitgewebe. **c** Nach Behandlung mit Phloroglucin-Salzsäure färben sich verholzte Zellwände bzw. Wandpartien (CS in Radialwänden der Endodermis) dunkel. **d** Nach Färbung mit Acridinorange treten diese Zellwände in der Auflichtfluoreszenz aufgrund eines hohen Anteils saurer Wandbestandteile hell hervor. **e** Nach enzymatischer Entfernung aller nichtverholzten Zellwände bzw. Wandpartien einer *Clivia*-Wurzel (längs, von außen gesehen) bleiben die Leitungsbahnen des Xylems und die CS der Endodermis erhalten; das lückenlose Netzwerk von CS umgibt die Xylemelemente des Zentralzylinders (110 ×). – E Endodermis, P Perizykel, Ph Phloem, R Rinde, X Xylemelemente. (c, d) LMAufnahmen I. Dörr; e REM-Aufnahme: L. Schreiber und R. Guggenheim)

nieren die Ionen überwiegend aktiv durch die Plasmamembran in den Zentralzylinder, wo sie dann wieder im Apoplasten (d. h. in den toten Gefäßen des Zentralzy-

linders) weitergeleitet werden. Das Austreten von Wasser und Mineralstoffen aus dem Zentralzylinder wird ebenfalls durch die Endodermis verhindert. Es sei hier angemerkt, dass Wasser und Mineralien neben diesem apoplastischen Weg der Wasseraufnahme auch symplastisch aufgenommen werden können. In diesem Fall findet die Membranpassage schon in den Wurzelhaaren statt; anschließend bewegen sich Wasser und Ionen durch die Plasmodesmen des Parenchyms zur Endodermis. An der Grenze zwischen Endodermis und Zentralzylinder muss jedoch auch hier ein zweites Mal (auf dem Weg in den Apoplasten des Zentralzylinders) eine Membran durchquert werden. Diese Membran ist also für das Ionengleichgewicht der Pflanze ähnlich bedeutsam wie die Niere für die osmotische Homöostase des Menschen.

Die Situation entspricht der in Epithelien und Endothelien von Tieren. Dem CS ist dabei die Tight Junction (Zonula occludens) analog, in der die eng aneinander liegenden Plasmamembranen benachbarter Tierzellen durch besondere Versiegelungsproteine miteinander verklebt sind. Diese Ähnlichkeit ist jedoch rein funktioneller Natur. Beide Strukturen sind völlig unabhängig in der Evolution entstanden, also nicht homolog.

Hinter der Absorptionszone, in älteren Wurzelabschnitten, sind Endodermiszellen häufig dünn suberinisiert (sekundärer Zustand der Endodermis). Schließlich kann es noch zusätzlich zur Anlagerung massiver, oft asymmetrischer Wandverdickungen kommen. Man spricht dann von einer tertiären Endodermis (Abb. 3.84b). Sekundär- und Tertiärendodermen besitzen über dem Xylem der von ihnen umschlossenen Leitgewebe Durchlasszellen, die im primären Zustand verbleiben.

2.3.3 Festigungsgewebe

Landpflanzen sind auf Zellen mit reißfesten und mit starren Wänden angewiesen (► Abschn. 1.2.8.4). Kleine krautige Pflanzen und zarte Organe größerer Pflanzen (Blätter, Blüten, fleischige Früchte) verdanken ihre beschränkte Festigkeit letztlich dem Zusammenspiel von Turgor und Wanddruck (Turgescenz), was deutlich wird, wenn sie beim Austrocknen ihre Festigkeit verlieren (**Welken**). Auch Gewebespannungen, die auf etwas stärkerem Wachstum des Organinneren gegenüber der Organoberfläche beruhen, können zum steifen, prallen Zustand etwa von Beerenfrüchten beitragen. Diese krautigen oder fleischigen Organe sind nicht wirklich fest, man kann sie verbiegen, zerquetschen und zerreiben. Tatsächlich genügt diese Art von Festigkeit bei Pflanzen trockener Standorte nicht und schon gar nicht bei größeren, ausdauernden Gewächsen. Beispielsweise gehen die Zug- und Druckbelastungen, denen die Wurzeln und Stämme hoher Bäume bei Sturm ausgesetzt sind, weit über das hinaus, was Parenchyme und Ab-

schlussgewebe auffangen können. Diese Funktion muss daher von besonderen Festigungsgeweben übernommen werden. Es handelt sich um dichte, teilweise tote Gewebe, deren Zellwände lokal oder generell durch Anlagerung besonders cellulosereicher Wandschichten verdickt sind. Durch Inkrustation (meistens Verholzung) können diese Zellwände zusätzlich starr und druckfest werden, was etwa zur Panzerung von Früchten und Samen (Nüsse, Steinfrüchte) beiträgt.

Festigungsgewebe kann entweder aus lebenden oder aus abgestorbenen Zellen aufgebaut werden. Die Festigung wird hierbei auf unterschiedlichem Wege erzielt:

Das **Kollenchym** (griech. *kólla*, Leim) ist das Festigungsgewebe wachsender und krautiger Pflanzenteile. Es besteht aus lebenden prosenchymatischen Zellen, die wachstums- und sogar teilungsfähig sind. Wandverdickungen beschränken sich auf bestimmte Zonen: auf Zellkanten beim Ecken- oder Kantenkollenchym (Abb. 2.21) und auf einzelne (meist perikline) Längswände beim Plattenkollenchym. Diese Wandverdickungen bestehen aus abwechselnden Primärwandlamellen aus Cellulose und Pektinstoffen. Ihre Festigkeit ist nur mäßig, wird jedoch dadurch erhöht, dass die Verdickungen im Stengel zumeist außen liegen (besonders ausgeprägt bei den vierkantigen Sprossen der Lippenblütler), sodass Biegekräfte wirksam aufgefangen werden. Lignifizierung findet in diesen Zellen nicht statt.

Das **Sklerenchym** (griech. *sklerós*, hart, spröde) ist ein totes Gewebe aus sehr dickwandigen, englumigen Zellen, das nur in ausgewachsenen Pflanzenteilen auftritt. Es gibt zwei Formen, nämlich prosenchymatische (lang gestreckte) Sklerenchymfasern und isodiametrische oder palisadenförmige Steinzellen (Skleriden).

Verbände von **Steinzellen** (Abb. 1.70b) haben schützende und stützende Funktionen. Ihre dicken, auffällig geschichteten Sekundärwände sind verholzt und

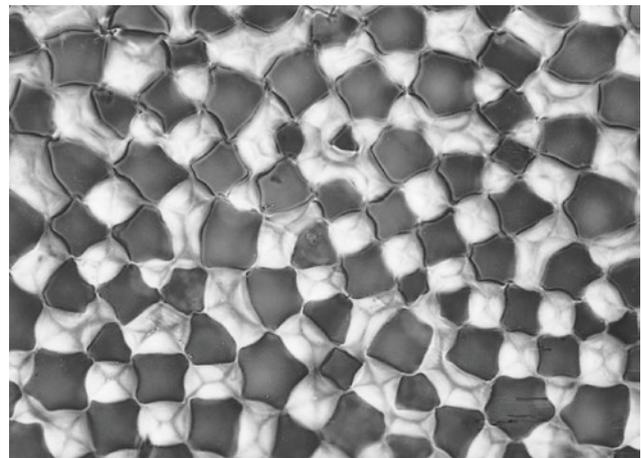
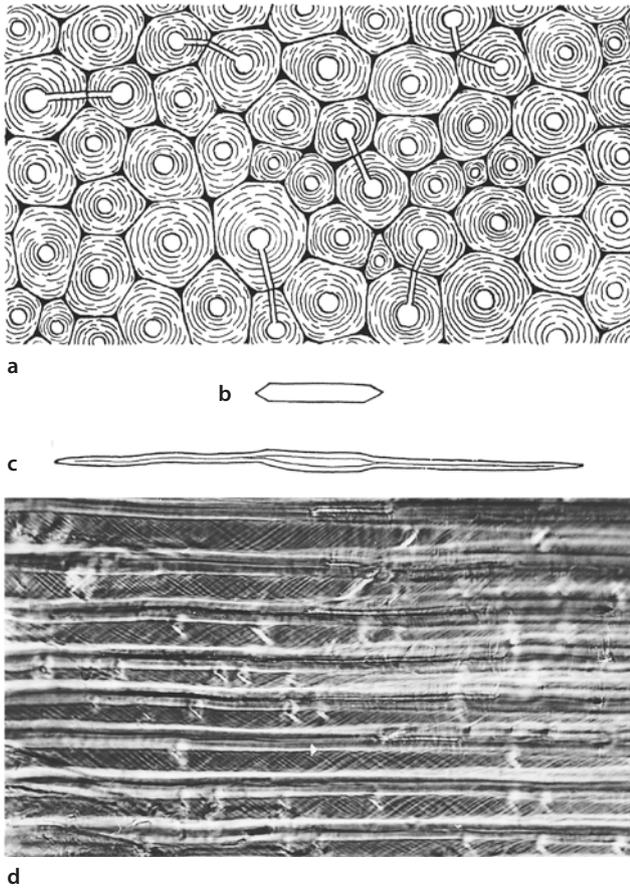


Abb. 2.21 Eckenkollenchym aus dem Spross der Weißen Taubnessel *Lamium album*, quer; Wandverdickungen hell (420 ×). (LM-Aufnahme: I. Dörr)

von verzweigten Tüpfeln durchzogen. Sklereiden finden sich in den harten Schalen vieler Früchte und im Rindengewebe von Holzgewächsen.

Vielseitiger sind die Funktionen der **Sklerenchymfasern** (■ Abb. 2.22). An Orten mit Zugbeanspruchung bleiben die Faserzellen gewöhnlich unverholzt (Weichfasern), während bei zusätzlicher Druckbelastung lignifizierte Hartfasern gebildet werden. Sklerenchymfasern finden sich vor allem in Sprossen, oft auch in großen Blättern von Monokotyledonen. Sie sind meistens 1–2 mm lang.

Bestimmte Pflanzen enthalten wesentlich längere Fasern, die gewerblich verwertbar sind. Seit alters werden vor allem Phloemfasern von Faserpflanzen zur Herstellung von Stoffen, Bindfäden und Seilen verwendet. Die wichtigsten Sprossfaserpflanzen sind Flachs (*Linum*, Faserlängen bis 7 cm), Hanf (*Cannabis*), Ramie (Brennnesselgewächs *Boehmeria* mit über 50 cm langen Faserzellen) und Jute (von *Corchorus*). Bei Sisal (aus Agaven) und Manilahanf (aus *Musa textilis*) handelt es sich um Blattfasern.



■ **Abb. 2.22** Sklerenchymfasern. **a** Querschnitt durch Faserbündel im Blatt des Neuseeländischen Hanfs *Phormium tenax* (360 ×). **b**, **c** Bildung einer Holzfaser der Robinie *Robinia pseudoacacia* aus einer Cambiuminitiale **b** durch beidseitiges Spitzenwachstum, wobei sich die Zellenden zwischen benachbarte Zellen drängen (Interposition) (150 ×). **d** Fasertracheiden in Kiefernholz mit Schraubentextur der Sekundärwände (380 ×). (a nach H. Fitting; b, c nach Eames und McDaniels)

Die Länge von Sklerenchymfasern übertrifft immer die Ausmaße der benachbarten Zellen um ein Vielfaches. Junge Faserzellen weisen Spitzenwachstum auf: Ihre zugespitzten Enden schieben sich zwischen anderen Zellen hindurch (**intrusives Wachstum**). Dabei bleiben allerdings einmal hergestellte Kontaktzonen zwischen den Faserzellen und ihren neuen Nachbarzellen auch weiterhin erhalten (Interpositions-wachstum). Hier können sich Sekundärplasmodesmen (■ Abb. 1.67) und schließlich Tüpfel ausbilden. Wegen der Paralleltexur der Sekundärwände von Faserzellen sind die Tüpfel schlitzförmig. Sie lassen die Verlaufsrichtung der Cellulosemikrofibrillen erkennen. Da die meisten Sklerenchymfasern Schraubentextur aufweisen (und dadurch zusätzliche Elastizität gewinnen), stehen die Schlitztüpfel schräg zur Faserachse (■ Abb. 2.22d).

Nicht nur die Faserzellen des Sklerenchyms, sondern auch die Holzteile der Leitbündel tragen zur Festigung von Sprossen, Blättern und Wurzeln bei. Die Festigkeit von Baumstämmen, älteren Ästen und Wurzeln beruht ganz auf ihrem Holzkörper. Zwischen Tracheiden (echten Leitelementen des Holzteils) und Faserzellen gibt es viele Übergangsformen (Fasertracheiden, ■ Abb. 2.22d und 3.48e).

Die Anordnung von Festigungsgeweben ist für die **Biomechanik** von Pflanzenorganen und ganzen Pflanzen von entscheidender Bedeutung (■ Abb. 2.23). Das ist besonders deutlich bei aufrechten, selbsttragenden Sprossachsen. Für sie wird schon bei geringen Windgeschwindigkeiten die Biegebelastung zur kritischen Größe. Die Biegesteifigkeit einer Pflanzenachse ist umso größer, je peripherer die Gewebe liegen, deren Widerstand gegen abbiegende Kräfte (das Biegeelastizitätsmodul) groß ist, und je besser diese Gewebe untereinander verbunden sind (**Verbundbauweise**). Nun zielen Selektionsprozesse während der Evolution auf eine funktionelle ökonomische Optimierung. Unter beiden Gesichtspunkten erscheinen hohlzylindrische Strukturen für Achsenorgane besonders günstig. Sie sind vor allem bei Grashalmen realisiert, die bei Längen/Durchmesser-Verhältnissen von bis zu 500 : 1 zu den bemerkenswertesten natürlichen Konstruktionen gehören. Außer bei Gras- und Getreidehalmen sind allerdings hohlzylindrische Achsen nur bei relativ niedrig wachsenden, krautigen Pflanzen verwirklicht, weil die Gefahr des Abknickens besteht (die bei Gräsern durch die massiven Knoten reduziert wird) und stärkere Verzweigungen nicht möglich wären (außer im Blütenstand sind Grashalme meist unverzweigt). Außerdem wäre das Energieabsorptionsvermögen, das vor allem bei Bäumen wichtig ist und von zentralen Achsenbereichen abhängt, nur gering. Bei Baumstämmen hat man außerdem gefunden, dass in den peripheren Bereichen eine Zugvorspannung besteht, die durch Druckspannung im Stammzentrum kompensiert wird. Dadurch wird die im Vergleich zur

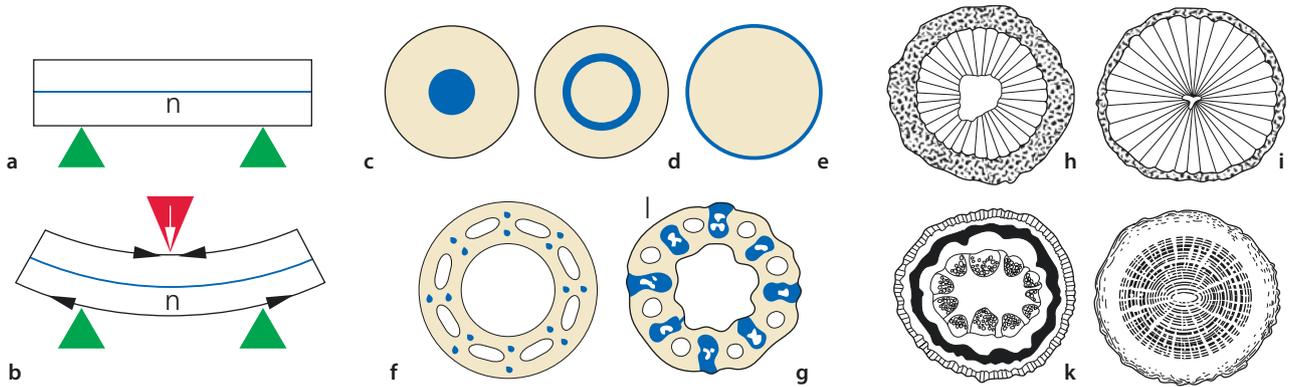


Abb. 2.23 Zweckmäßige Anordnung von Festigungselementen. **a, b** Beanspruchung eines Balkens beim Durchbiegen. Dehnung der konvexen Seite, Stauchung der konkaven; die neutrale Faser *n* wird zwar gebogen, erfährt aber keine Längenänderung. Erhöhte Biegefestigkeit wird vor allem durch Verfestigung der konkaven und konvexen Außenseiten erreicht. **c–e** Schematische Querschnitte mit unterschiedlicher Lagerung von Festigungsgewebe (schwarz) bei immer gleichem Flächenanteil (11,1 %) am Gesamtquerschnitt. **c** Zentrale Lage, z. B. Zentralzylinder in Wurzeln. **d** Mittlere Lage, z. B. Sklerenchymring mit Leitbündeln in Eudikotylenachsen. **e** Periphere Lage, z. B. Grashalme; da das Festigungsgewebe etwa 100-mal steifer ist als parenchymatisches Gewebe, stehen die Biegefestigkeiten bei gleichem Materialaufwand im Verhältnis 1 : 2,5 : 8. **f** Industrieschornstein in materialsparender Verbundbauweise, Armierung auf 16 Stahlschienen beschränkt. **g** Zum Vergleich Querschnitt durch Stengel der Haarsimse *Trichophorum cespitosum*. **h, i** Schwarz-Erle (*Alnus glutinosa*), einjährige Achse (H, Ø 4 mm) mit großem Mark- und Rindenanteil (punktiert) ist leicht verbiegsam; eine achtjährige Achse (I, Ø 37 mm) ist durch stark vermehrten Holzanteil wesentlich biegefest. **k, l** Bei Lianen (als Beispiel hier *Aristolochia macrophylla*) ist eine gegenläufige Entwicklungstendenz zu beobachten. Junge Achsen (K, einjähriger, selbsttragender Suchtrieb, Ø 5 mm) sind durch peripheres Kollenchym und darunter liegenden, geschlossenen Sklerenchymring (schwarz) biegefest, während ältere Achsen (L, 14-jährig, Ø 30 mm) durch Fragmentierung des peripheren Festigungsgewebes und Ausbildung eines weichen Holzkörpers mit breiten Markstrahlen und großkalibrigen Tracheen flexibel sind. (f, g nach W. Rasdorski; h–l nach T. Speck)

Zugfestigkeit geringere Druckfestigkeit des Holzes ausgeglichen, was bei hohlzylindrischen Stämmen nur in eingeschränktem Maß möglich wäre. Bei Lianen, deren alte Achsen nicht biegefest dafür aber flexibel sein müssen, geht der Anteil biegesteifer Gewebe in der Achsenperipherie während des Dickenwachstums der Achse signifikant zurück. Bei Wurzeln, wo es nicht auf Biege-, wohl aber auf Zugfestigkeit ankommt, ist von vornherein die **Kabelbauweise** verwirklicht: Alle festigenden Elemente sind in einem Zentralzylinder zusammengefasst, der von Parenchym umgeben ist (Abb. 3.83).

Es liegt nahe, in der Evolution von Organismen realisierte Problemlösungen auch in der Technik einzusetzen (**Bionik**). Tatsächlich können wichtige Anregungen gewonnen werden. Doch bleibt zu berücksichtigen, dass biologische Konstruktionen im Allgemeinen struktur-optimiert sind, technische dagegen materialoptimiert. Das heißt, dass bei lebenden Organismen die Materialien (z. B. Cellulose, Lignin) vorgegeben sind und eine Verbesserung der mechanischen Eigenschaften daher vor allem durch die Optimierung der Form oder der Anordnung von Stützelementen erzielt wird. Bei technischen Konstruktionen hängen entscheidende Verbesserungen häufig mit der Verwendung neuer Materialien zusammen.

2.3.4 Leitgewebe

Jede lebende Zelle muss fortwährend mit gelösten Stoffen versorgt werden, um ihren Energiestoffwechsel aufrechterhalten zu können. Über kleine Strecken kann dies durch Diffusion erfolgen, die auf der thermischen Bewegung gelöster Teilchen beruht. Die Effizienz der Diffusion nimmt aber mit dem Quadrat der Diffusionsstrecke ab (2. Ficksches Gesetz, s. ▶ Abschn. 14.2.1.1 und 14.2.1.1). Schon innerhalb besonders großer Zellen wie Wurzelhaaren oder Internodialzellen von Characeen (Abb. 19.80 und 19.81a) reicht Diffusion allein nicht mehr aus und wird durch eine intensive Plasmaströmung ergänzt. Bei größeren Vielzellern, Pflanzen wie Tieren, werden schließlich besondere Leitsysteme ausgebildet, in denen konvektive Massenströmungen aufrechterhalten werden. Während bei Tieren die Strömung in zwischenzelligen Räumen erfolgt (Körperhöhlen, Adern), wird diese Funktion bei vielen Pflanzen von besonderen Zellen erfüllt, in denen Flüssigkeiten strömen. Diese extrem und daher terminal differenzierten Zellen sind zu Leitbündeln vereinigt. An Blättern kann man die **Leitbündel** als Blattnerven oder Blattadern schon mit freiem Auge sehen. In Wurzeln ist das Leitgewebe in einem Zentralzylinder zusammengefasst.

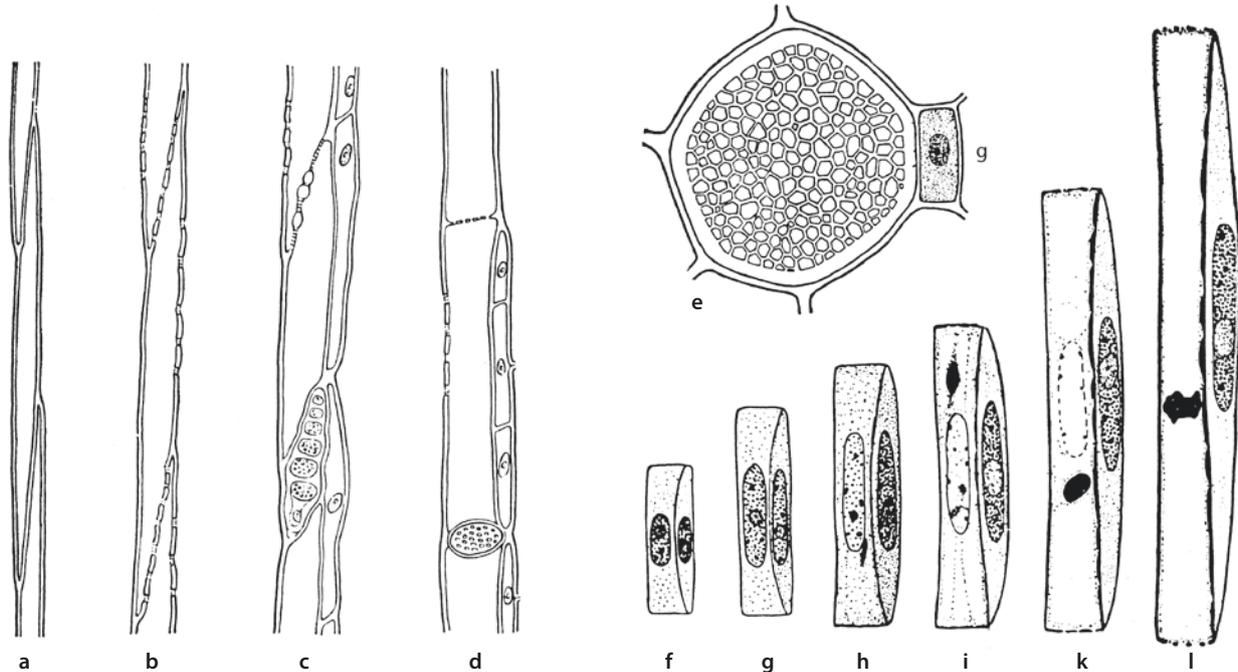
Die Leitbündel werden ausgehend von zwei unterschiedlichen Gewebe organisiert: Im **Siebteil (Phloem)**, griech. *phlóios*, Bast, Rinde) dienen lebende, aber kernlose Zellen (Siebzellen, Siebröhrenglieder) mit dünnen, unverholzten Wänden der Fernleitung organischer Verbindungen. Im **Holzteil (Xylem)**, griech. *xýlon*, Holz) strömt Wasser mit gelösten, überwiegend anorganischen Molekülen von den Absorptionszonen der Wurzeln durch abgestorbene, leere Zellröhren mit derben, verholzten Wänden in die Blätter, wo das Wasser durch Transpiration oder Guttation wieder abgegeben wird (Transpirationsstrom, ► Abschn. 14.2.5). Sowohl im Phloem wie im Xylem sind die Zellen prosenchymatisch (lang gestreckt) und im Leitbündel längs orientiert, sodass als Leitungsbahnen längs zusammenhängende Zellreihen entstehen.

2.3.4.1 Phloem

Die evolutionäre Entstehung des Phloems ist sehr gut dokumentiert (► Abb. 2.24a–d). Phylogenetisch ursprünglich und in ihrer Transportleistung nur begrenzt effizient sind **Siebzellen**. Sie sind englumig und schließen über spitzwinklig-schrägstehende Endwände an die jeweils nächsten Siebzellen der Zellreihe an. Diese Wände (bei direktem Kontakt mit anderen Siebzellen auch die Seitenwände) sind von vergrößerten Plasmodesmen

durchbrochen, die hier als **Siebporen** bezeichnet werden. Sie sind gruppenweise zu Siebfeldern vereinigt, deren Aussehen in Aufsicht zur Namensgebung geführt hat. Bei vielen Angiospermen ist dieses primitive Leitungssystem weiterentwickelt zu einem kontinuierlichen Siebröhrensystem aus lang gestreckten Zellen mit größerem Durchmesser und siebartig durchbrochenen Schräg- oder Querwänden, den **Siebröhrengliedern**. Bei den am höchsten entwickelten Formen des Phloems, wie sie bei Schling- und Kletterpflanzen auftreten, entsprechen die querstehenden Endwände einer einzigen Siebplatte mit besonders großen Siebporen.

Im Gegensatz zu den Zellen des Xylems enthalten Siebzellen und Siebröhrenglieder lebende Protoplasten, die jedoch stark reduziert sind. In den Protoplasten gibt es nur wenige Mitochondrien und Stärke- bzw. proteinspeichernde Plastiden. Besonders eindrucksvoll ist die völlige Auflösung des Zellkerns. Auch Tonoplast, Dityosomen und Ribosomen werden frühzeitig abgebaut, sodass sich Cytoplasma und Zellsaft vermischen. Das ER wandelt sich zu einem aus verzweigten Tubuli und glatten, gestapelten Zisternen bestehenden Siebelementreticulum. Eine charakteristische Komponente reifer Siebelemente sind Filamente oder Tubuli. Diese noch nicht endgültig verstandenen Strukturen enthalten vor allem zwei **P-Proteine** (Phloemproteine): das etwa



► **Abb. 2.24** Siebelemente. In evolutiver Hinsicht besonders urtümlich sind prosenchymatische Zellen ohne besondere Wandstruktur (z. B. *Rhynia*, a). Bei den Bärlappgewächsen kommt es zur Ausbildung primitiver Siebfelder b, in der weiteren Phylogenese zur Bildung von Siebzellen mit Siebfeldern (z. B. Nachtschattengewächse, c), bis schließlich Siebplatten mit Siebporen auftreten (z. B. Kürbisgewächse, d). e *Cucurbita pepo*. Siebröhre quer mit Siebplatte und Geleitzelle g (600 ×). f–l Entwicklung eines Siebröhrenglieds und Geleitzelle bei der Puffbohne *Vicia faba* (F inäquale Teilung; I–L Auflösung des Siebröhrenkerns und des Tonoplasten). (a–d nach W. Zimmermann; e nach H. Fitting; f–l nach A. Resch)

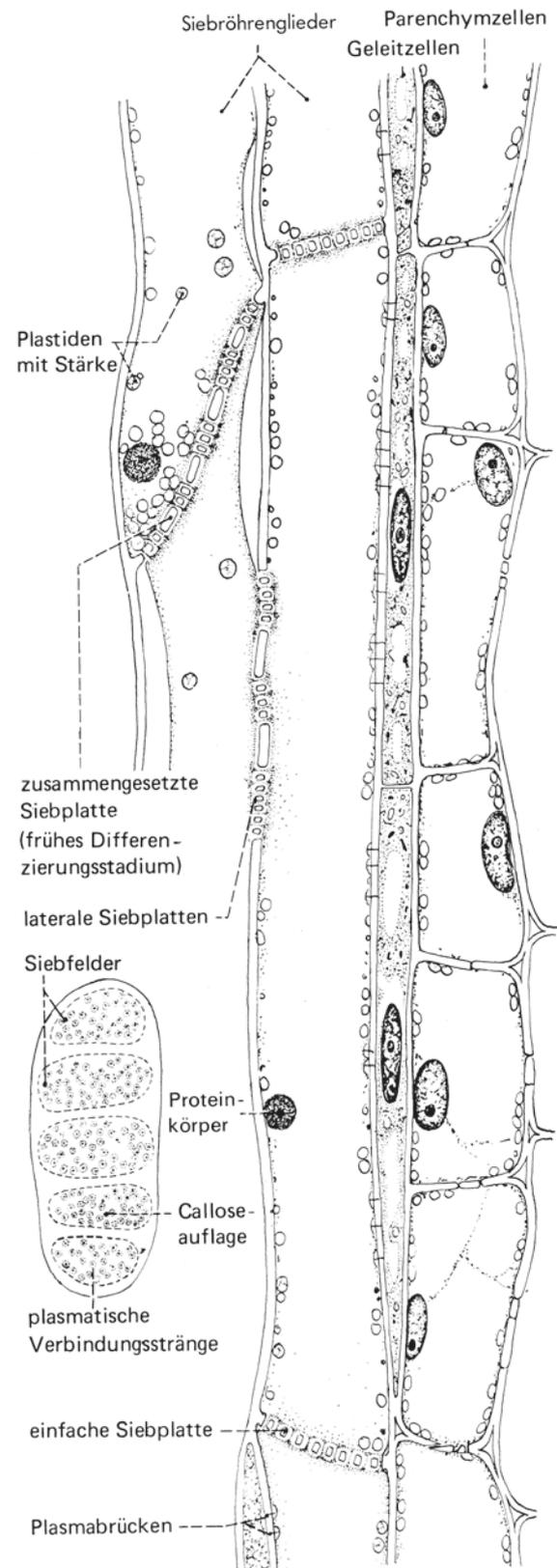
100 kDa große PP1 und das etwa halb so große, als Dimer organisierte Lectin PP2. Beide Bausteine lagern sich zu langen, im Elektronenmikroskop deutlich sichtbaren Filamenten zusammen, die sich aber auch auflösen und im Phloem über größere Distanzen wandern können. Als kernlose, zarte Zellen sind die Siebelemente kurzlebig, meistens kollabieren sie am Ende einer Vegetationsperiode und werden bei mehrjährigen Pflanzen durch neue ersetzt. Bei ausdauernden Monokotyledonen wie den Palmen können sie allerdings auch Jahre überleben. Wie Plasmodesmen werden auch Siebporen bei Stilllegung durch Callose verschlossen. In angeschnittenen oder auf andere Weise verletzten Siebröhren von Eudikotyledonen und einigen Monokotyledonen findet man die Siebporen verstopft mit Pfropfen aus P-Protein oder Bruchstücken geplatzter Plastiden.

Bei Angiospermen ist jedes Siebröhrenglied von einer (selten mehreren) kleineren, kernhaltigen und mitochondrienreichen **Geleitzelle** flankiert (■ Abb. 2.24e-1 und 2.25). Diese drüsenartigen Zellen sind mit den Siebröhrengliedern durch zahlreiche Plasmodesmen verbunden, über die sie den Stoffwechsel der kernlosen Leitelemente versorgen. So werden etwa beide P-Proteine in den Geleitzellen synthetisiert und sofort in die Siebröhrenglieder transportiert, wo sich zunächst hoch geordnete PP-Bodies bilden, die später in die einzelnen Filamente zerfallen. Zweite Hauptfunktion der Geleitzellen ist das kontrollierte Be- und Entladen der Siebröhren mit Nährstoffen. Auch das prägt sich in besonderen Strukturmerkmalen aus: Beim symplastischen Typ sind zwischen Geleitzellen und Siebröhrengliedern besonders viele Plasmodesmen ausgebildet (vor allem bei tropischen und subtropischen Pflanzen). Dagegen sind beim apoplastischen Typ die Zelloberflächen durch labyrinthartige Einstülpungen entlang der Zellwand vergrößert (vor allem bei Pflanzen gemäßigter und kalter Zonen).

Bei den Angiospermen entsteht der Siebröhrenglied/Geleitzellen-Komplex aus einer Mutterzelle durch inäquale Teilung (■ Abb. 2.24f-1). Die Siebzellen der Nacktsamer und Farnpflanzen sind nicht mit Geleitzellen ausgestattet. Allerdings gibt es bei diesen Gewächsen proteinreiche Parenchymzellen, die mit den Siebzellen ähnlich eng verbunden sind wie Geleitzellen mit Siebröhrengliedern (obwohl sie im Gegensatz zu diesen nicht aus derselben Mutterzelle hervorgehen). Diese Zellen werden als Eiweiß- oder **Strasburger-Zellen** bezeichnet.

2.3.4.2 Xylem

Der Transpirationsstrom (► Abschn. 14.2.5) bewegt sich durch Röhrenzellen, deren Protoplasten mit Erreichen der Funktionstüchtigkeit absterben und durch Selbstauflösung (Autolyse) verschwinden – ein klassisches Beispiel für **programmierten Zelltod** bei Pflanzen, der sich in vielerlei Hinsicht von dem analogen Phänomen bei Tieren, der Apoptose, unterscheidet. Beispielsweise wird der



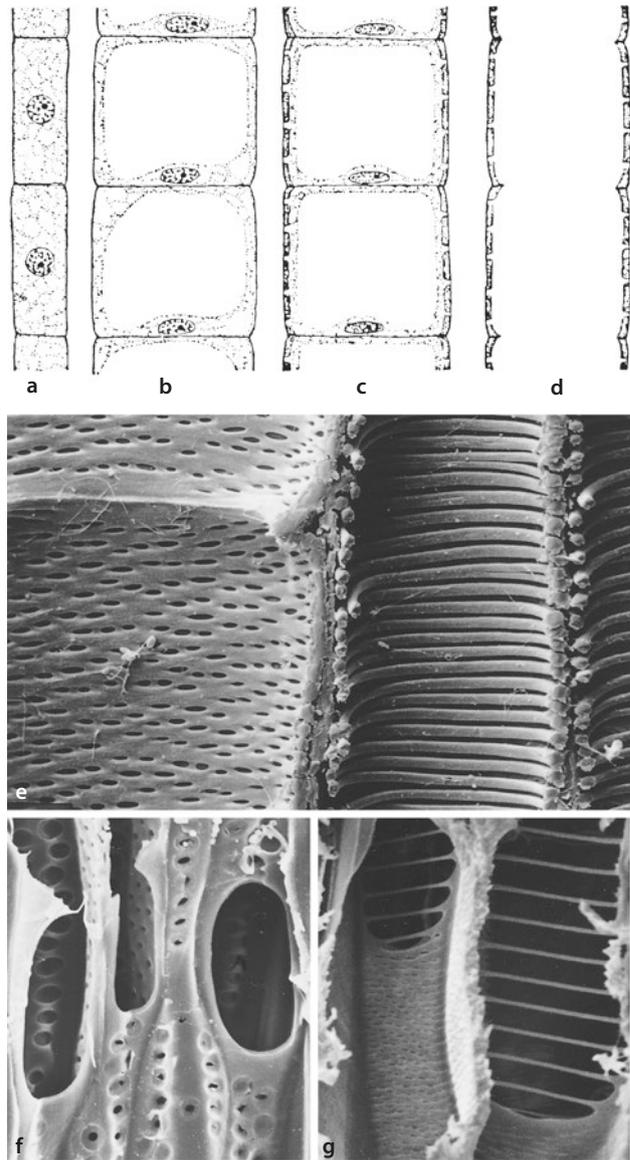
■ **Abb. 2.25** Siebröhrenglieder mit Geleitzellen und Phloemparenchym bei *Passiflora caerulea*. Links: zusammengesetzte Siebplatte mit fünf Siebfeldern (750 ×). (Nach R. Kollmann)

gezielte Proteinabbau nicht durch Caspasen bewerkstelligt, sondern durch die vermutlich unabhängig entstandenen **Metacaspasen**. Noch vor der Aktivierung des programmierten Zelltods streckt sich die Zelle stark und es werden charakteristische Zellwandverdickungen angelegt und danach mit Lignin versteift. Die Vakuole bleibt bis zu diesem Zeitpunkt intakt. Nachdem die Zelle abgestorben ist, bleiben nur die verholzten, von Hoftüpfeln durchbrochenen Zellwände übrig.

Es gibt zwei Formen wasserleitender, trachealer Elemente: Tracheiden und Tracheen (Gefäße). Die **Tracheiden** sind lang gestreckte, englumige Einzelzellen mit spitzwinklig-schrägstehenden, reich getüpfelten Endwänden, über die sie mit den in Längsrichtung benachbarten Tracheiden verbunden sind. Der Strömungswiderstand in tracheidalen Zellreihen ist relativ hoch. Wesentlich kleiner ist er in den weitlumigen, kürzeren **Tracheengliedern**, bei denen die Endwände massiv durchbrochen oder komplett aufgelöst sind (■ Abb. 2.26). Der größere Durchmesser der Gefäße (60 bis >700 µm), die meist schon mit bloßem Auge als Holzporen erkennbar sind, wird dadurch erreicht, dass junge Gefäßglieder unter Polyploidisierung ihrer Zellkerne (8–16n) in die Breite wachsen, bevor ihre Zellwände durch die Anlagerung sekundärer Wandverdickungen ihre Wachstumsfähigkeit verlieren.

Die **Lignifizierung** der Wände von Tracheiden und Tracheengliedern verhindert den Kollaps dieser Röhrenzellen, in denen bei kräftiger Transpiration Unterdruck herrscht. Beim Abschneiden von Sprossen wird daher Luft in die Gefäße gesaugt. Da Schraubentracheen strukturell den atemluftführenden Tracheen von Insekten ähneln, kam es zur irreführenden Benennung der wasserleitenden Xylemgefäße als Tracheen (Marcello Malpighi, 1628–1694, Mitbegründer der Pflanzenanatomie; griech. *trachelos*, Luftröhre).

Besonders einfache Wasserleitungsbahnen finden sich bei Laubmoosen, deren Stämmchen zentrale Stränge längsgestreckter, inhaltloser Zellen mit verdickten Wänden enthalten (Hydroiden). Diese Wände sind jedoch nicht verholzt. Bei Farnpflanzen und Nacktsamern herrschen Tracheiden vor. Die Röhrenquerschnitte sind hier größer und die Strömungswiderstände der Endwände durch Schrägstellung und Tüpfelung vermindert. Die Trennung von Leitungs- und Stützfunktion ist stammesgeschichtlich erst spät vollzogen worden. Noch bei den Gymnospermen wird der Stamm überwiegend von Tracheiden gebildet. Tracheen haben sich mehrfach unabhängig entwickelt. Sie treten vereinzelt bereits bei Farnpflanzen und Gymnospermen auf, sind aber erst bei den Angiospermen weit verbreitet. Ihnen kommt nur noch Leitfunktion zu, die Stützfunktion wird von einem speziellen Festigungsgewebe aus Holz-(Libriform-)fasern übernommen. Allerdings kommen auch im Angiospermenholz, also bei Laubhölzern, neben den Tracheen noch Tracheiden vor: Bei der ontogenetischen Entwicklung der Leitbündel in diesem Holz wird die stammesgeschichtliche Evolution in groben Zügen wiederholt. Die hinsichtlich der Förderleistung für Wasser am höchsten entwickelten Gefäße findet man bei Lianen. Ihre Tracheen weisen die größten Durchmesser auf und bis zu einer Länge von 10 m sind alle Querwände beseitigt, während andere Tracheen in der Regel Querwände mit Abständen von einigen Zentimetern bis zu 1 m enthalten, möglicherweise um die Gefahr massiver Luftembolien zu verringern. Ein weiterer Mechanismus zur Vermeidung von Embolien sind Nanostrukturen der Oberfläche,

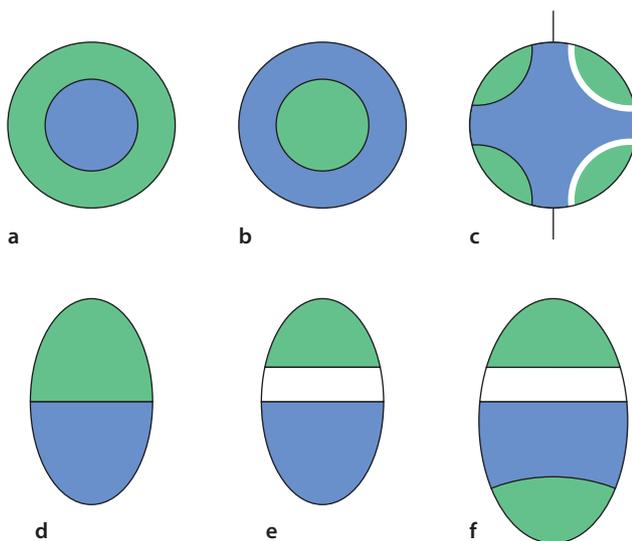


■ **Abb. 2.26** Tracheen (Gefäße). **a–d** Entwicklung einer vielgliedrigen Trachee aus einer Zellreihe durch Vergrößerung der Zellen (Polyploidisierung, Vakuolisierung), Bildung verholzter Wandverdickungen, Auflösung der Querwände und Absterben der Protoplasten (150 ×). **e** Nach Art der Wandverdickungen werden Netzgefäße (links) und Schraubengefäße (rechts) unterschieden; Längsschnitt durch Leitbündel des Kürbis (360 ×). **f** Weitlumige Poren zwischen Tracheengliedern; Tüpfelgefäße im Holz des Holunders *Sambucus nigra* (500 ×). **g** Leiterförmige Durchbrechung der Schrägwand in Netzgefäßen des Birkenholzes (1300 ×). (a–d nach E.W. Sinnott; e REM-Aufnahme: W. Barthlott; f g REM-Aufnahme: S. Gombert)

die im transportierten Wasser zu Mikrowirbeln führen, was die Entstehung größerer Turbulenzen verhindert – ein Prinzip, das inzwischen bionisch für den Schiffsbau genutzt wird. Die besondere Leistungsfähigkeit des Leitgewebes von Lianen erklärt sich damit, dass sie als Kletterpflanzen auf die Ausbildung tragender Stämme verzichten (dafür nutzen sie Trägerpflanzen, Felsen oder Mauern), aber durch ihre dünnen Sprossachsen hindurch doch ein Laubwerk von baumkronenartigem Ausmaß mit Wasser versorgen müssen.

2.3.4.3 Leitbündel

In Wurzeln, Sprossachsen und Blättern ist das Leitgewebe in Leitbündeln (Faszikeln; lat. *fasciculi*, Bündelchen) konzentriert. Das eigentliche Leitgewebe ist dabei häufig von Sklerenchymfaserbündeln flankiert und von Endodermen eingefasst. Die Leitbündel sind in Sprossachsen und Blättern als Netzwerk organisiert, während jede Wurzel im Zentralzylinder ein einziges, radiales Leitbündel besitzt, das eigentlich aber ein Sammelbündel ist. Nach der Anordnung von Phloem und Xylem lassen sich konzentrische und kollaterale Bündel unterscheiden (▣ Abb. 2.27). **Konzentrische Bündel** mit Innenxylem sind bei Farnen verbreitet, solche mit Außenxylem in unterirdischen Sprossen (Rhizomen) und Achsen von Monokotyledonen. Der mit Abstand häufigste Typ sind die **kollateralen Leitbündel** (Schachtelhalme, Gymno- und Angiospermen, ▣ Abb. 2.28; lat. *collateralis*, Seite an Seite). In Achsen ist dabei der Holzteil stets nach innen, in Blättern bei Horizontallage nach oben gerichtet. Eine Sonderform ist das bikollaterale Leitbündel mit zwei Siebteilen. Solche Bündel finden sich z. B. bei Nachtschatten- und Kürbisgewächsen. Grenzen Holz- und Siebteil unmittelbar aneinander, spricht man von einem **geschlossenen Leitbündel** (▣ Abb. 2.28a). Es besteht vollständig aus Dauergewebe. Dieser Bündeltyp ist für die Monokotyledonen



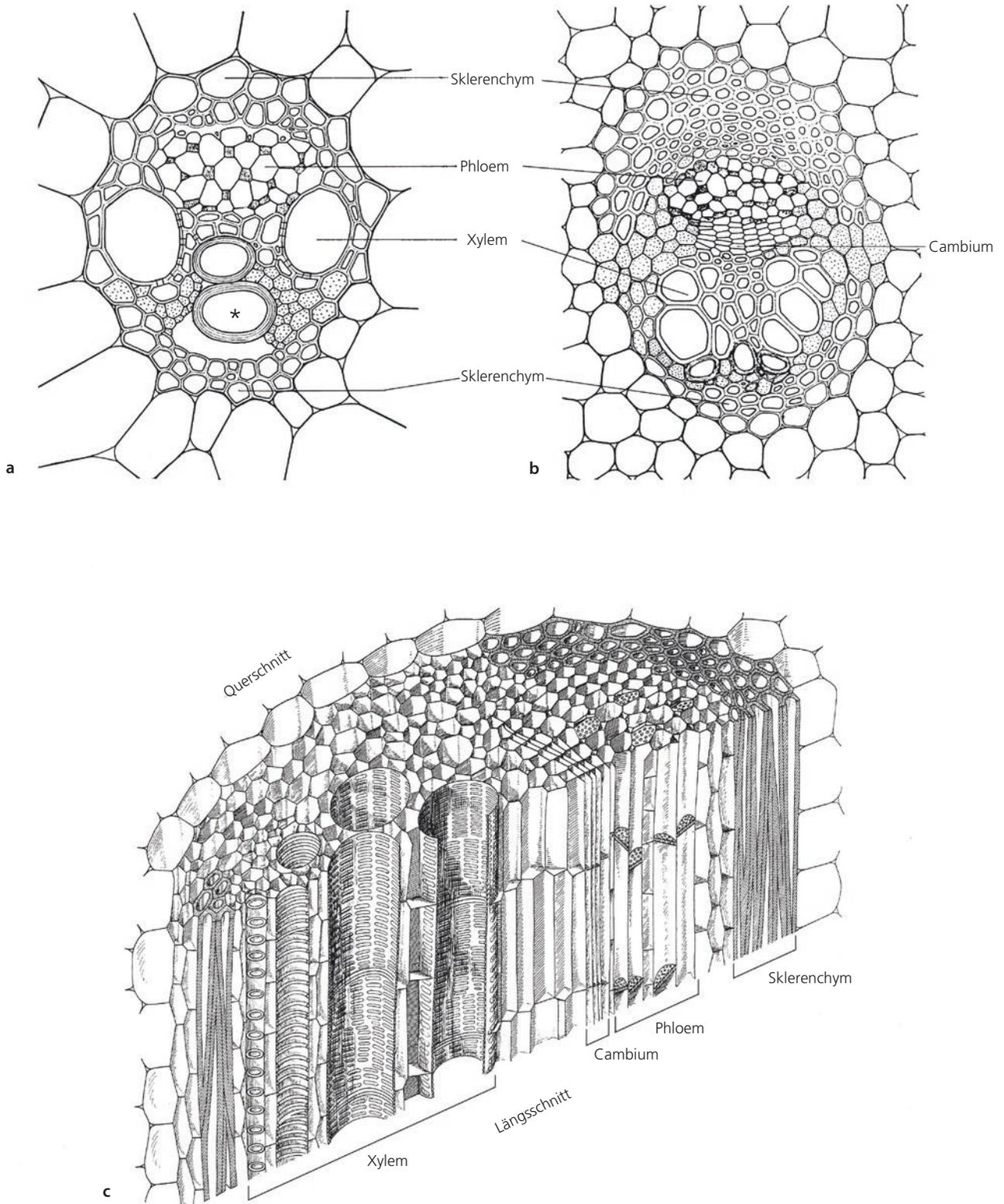
▣ **Abb. 2.27** Leitbündeltypen. Verteilung von Xylem (blau), Phloem (grün) und Cambium (weiß) auf Querschnitten. **a** Konzentrisches Leitbündel mit Innenxylem (hadrozentrisches oder periphloematisches Bündel). **b** Konzentrisches Leitbündel mit Außenxylem (leptozentrisches oder perixylematisches Bündel). **c** Radiales Leitbündel mit Innenxylem und vier Xylempolen (im gezeigten Fall: tetrarches Bündel), realisiert im Zentralzylinder von Wurzeln; linke Hälfte geschlossen (Monokotyledonen), rechts offen (Magnoliiden und Eudikotyledonen). **d-f** Kollaterale Leitbündel. **d** Geschlossen (Monokotyledonen). **e** Offen (meiste Eudikotyledonen). **f** Bikollateral-offen (z. B. beim Kürbis)

charakteristisch, was wichtige Konsequenzen für das Wachstum dieser Pflanzen hat (► Exkurs 3.3). Die meisten Leitbündel von Gymnospermen und Dikotyledonen sind dagegen **offen**, d. h. zwischen Phloem und Xylem ist eine Meristemlage eingeschoben, das **faszikuläre Cambium**. In Querschnitten fällt es durch regelmäßige Anordnung der besonders dünnwandigen Zellen auf (▣ Abb. 2.28b, c). Dieses Cambium spielt beim sekundären Dickenwachstum der Sprossachsen eine entscheidende Rolle.

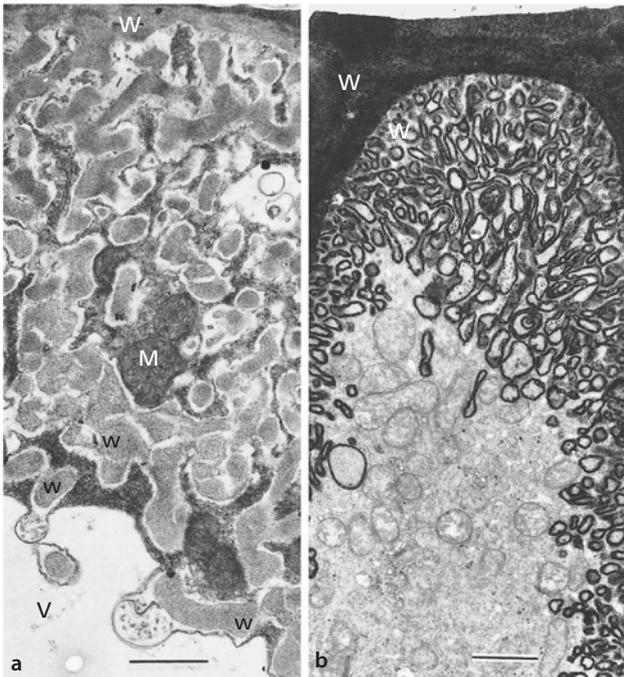
Die Ausbildung der kollateralen Bündel erfolgt im Allgemeinen im Siebteil von außen her, im Holzteil vom Innenrand des Bündels aus zu dessen Mitte hin. Daher liegen die ältesten Leitelemente des Holzteils (die vergleichsweise wenig differenzierten Xylemprimanen bzw. das aus ihnen gebildete Protoxylem) am Innenrand des Holzteils, die Primanen des Siebteils bzw. das Protophloem dagegen am Außenrand des Siebteils. Die später gebildeten, voll ausdifferenzierten und funktionsfähigen Leitgewebe des Metaxylems bzw. Metaphloems liegen zur Bündelmitte bzw. zum Bündelcambium hin.

2.3.5 Drüsenzellen und -gewebe

Drüsenzellen bilden bestimmte Stoffe (**Sekrete**, lat. *secernere*, absondern, ausscheiden), die nach außen abgegeben werden. Alternativ sondern sie Stoffwechselschlacken, Ballast- oder Schadstoffe als **Exkrete** ab (► Abschn. 14.16). Als Sekrete werden traditionell Abscheidungen bezeichnet, die für den Erzeuger nützlich sind, während Exkrete schaden würden, wenn sie nicht entfernt werden könnten. Diese Unterscheidung lässt sich jedoch oft nicht genau treffen, da Exkrete vor allem im Zusammenhang mit der Abwehr von Krankheitserregern auch nützlich sein können – vielfach werden toxische Substanzen in der Vakuole gespeichert und bei Bedarf in einer hypersensitiven Reaktion freigesetzt. Dies hat zwar den Tod der Zelle zur Folge, tötet aber auch den Eindringling und schützt so die Nachbarzellen. Sekrete bzw. Exkrete werden im Cytoplasma der Drüsenzellen gebildet, in denen ER und/oder Golgi-Apparat meist massiv entwickelt sind. Die Kerne von Drüsenzellen sind relativ groß. Dagegen ist die Vakuole nur schwach ausgebildet, außer wenn sie als Speicherplatz für das Sekret bzw. Exkret dient. Wenn die Produkte von Drüsenzellen in nichtplasmatischen Innenräumen (meistens Vakuolen) akkumulieren, spricht man von intrazellulärer Sekretion bzw. Exkretion (Absonderungszellen, z. B. Milchröhren und Oxalatidioblasten, s. u.). Häufiger wird allerdings das Sekret bzw. Exkret in den Apoplasten abgegeben, was oft durch spektakuläre Oberflächenvergrößerungen unterstützt wird (▣ Abb. 2.29). Die ausgeschiedenen Produkte werden dann entweder im Inneren der Pflanze gespeichert (in Sekretbehältern oder Harzgängen) oder an die Umwelt abgegeben (Duftstoffe, Nektar).



■ **Abb. 2.28** Kollaterale Leitbündel. **a** Querschnitt durch geschlossen-kollaterales Bündel beim Mais (*Zea mays*); im Protoxylemringgefäß*, das beim Streckungswachstum benachbartes Xylemparenchym zerrissen hat (vgl. ■ **Abb. 3.41**). **b** Querschnitt durch offen-kollaterales Bündel des Hahnenfußes *Ranunculus repens*. **c** 3D-Bild eines offen-kollateralen Bündels. (Alle ca. 200 ×). (a, b nach D. von Denffer; c nach K. Mägdefrau)



■ **Abb. 2.29** Wandprotuberanzen und apikales Labyrinth in Zellen von Nektarien. Für viele Drüsenzellen sind Oberflächenvergrößerungen in dem Bereich, in dem die Stoffausscheidung erfolgt, typisch. **a** Wandlabyrinth einer Nektardrüse am Kelch von *Gasteria*. Von der apikalen Zellwand, wo die Sekretauusscheidung erfolgt, reichen zahlreiche Wandprotuberanzen bis fast zur Vakuole; im Wandlabyrinth Mitochondrien, die Energie für aktive Transportprozesse liefern. In ähnlicher Weise vergrößern auch Transferzellen (Übergangszellen, ► Abschn. 14.16) die Flächenausdehnung der Zellmembran durch Wandlabyrinth. **b** Apikale Region eines Nektariums von *Asclepias curassavica* mit zahlreichen Einfaltungen der Zellmembran, die durch spezifische Kontrastierung der Sekretkohlenhydrate verdeutlicht sind. (Maßstäbe 1 µm.). – M Mitochondrien, V Vakuole, W Zellwand, w Wandprotuberanzen. (EM-Aufnahmen: E. Schnepf und P. Christ)

Drüsenzellen treten bei Pflanzen oft einzeln auf. Seltenere sind mehrere bis viele Drüsenzellen zu begrenzten Drüsengeweben zusammengeschlossen (■ Abb. 2.32 und 2.31). Große Körperdrüsen, die mit jenen von Tieren vergleichbar wären, kommen bei Pflanzen allerdings nicht vor. Dagegen spiegelt die funktionelle Vielfalt der Pflanzendrüsen das gewaltige Ausmaß des Sekundärstoffwechsels bei Pflanzen wider. Der Mannigfaltigkeit der Sekrete bzw. Exkrete entspricht die Vielfalt der Funktionen, denen sie dienen können. Wichtige Beispiele sind:

- **Schutz** der Pflanze: Viele Sekrete sind giftig (Alkaloide, Steroidglykoside), schmecken bitter oder wirken als Allergene. Das Wachstum von Pilzen oder Bakterien wird durch phenolische Gerbstoffe und Terpenoide gehemmt. Tierische Fraßschädlinge werden abgestoßen oder in Stoffwechsel bzw. Entwicklung geschädigt (► Abschn. 14.14 und 16.4.1). Durch Milchsäfte, Gummien und Harze, die bei Verletzung ausfließen, können Wunden desinfiziert und rasch verschlossen werden.

- **Tieranlockung:** Etherische Öle und andere Duftstoffe werden oft im Drüsengewebe besonderer Osmophoren gebildet. Sie stehen im Dienste von Bestäubung und Samenausbreitung. Nektardrüsen (Nektarien) belohnen Tiere, die der Pflanze nützlich sind. Nektarien sind meistens in Blüten lokalisiert, doch gibt es auch extraflorale Nektarien. Ihr zuckerhaltiges Sekret nährt z. B. Insekten, die (wie Ameisen oder Termiten) biologische Feinde von Schadinsekten sind. Bei manchen Insektivoren (► Exkurs 3.4; ► Abschn. 16.1.2) werden die Beutetiere durch glitzernde Absonderungen von klebrigem Schleim angelockt und festgehalten. Daraufhin werden sie durch die Produkte von Verdauungsdrüsen chemisch abgebaut und die freigesetzten Aminosäuren über die Membran aufgenommen (■ Abb. 2.33).
- **Exkretion:** Spezialisierte Absonderungszellen oder Drüsengewebe dienen der Exkretion. Bekanntestes Beispiel dafür sind die Oxalatzellen, die überschüssiges Calcium aus dem Stoffwechsel entfernen und in ihren Vakuolen als Calciumoxalatkristalle anhäufen (■ Abb. 1.57). Pflanzen salzreicher Standorte, z. B. Meeresküsten, verfügen (ähnlich wie Seevögel) über Salzdrüsen zur aktiven Absonderung überschüssigen Salzes nach außen.
- Eine extreme Form der Drüsenfunktion ist der massive **Weitertransport** körpereigener Stoffe: Zellen mit dieser Funktion sind häufig im Abschlussgewebe zu finden. Beispiele sind die Durchlasszellen von Endodermen (■ Abb. 2.20b und 3.84b), die Transferzellen in Bündelscheiden, aber auch die Zellen des Epithems (griech. epithēma, Deckel), kleinen, chlorophyllarmen Parenchymzellen, die aktiv Wasser abgeben, das dann durch Wasserspalten (Hydathoden) abgegeben wird, um bei hoher Luftfeuchtigkeit die fehlende Transpiration zu ersetzen. Auch Geleitzellen im Phloem des Angiospermenleitgewebes haben eine solche Funktion. Viele dieser Zellen erzeugen zwar die Stoffe, die sie in einer Richtung sezernieren, nicht selbst und unterscheiden sich insofern von den meisten Drüsenzellen (außer z. B. von den oben erwähnten Salzdrüsen), sie besitzen aber in cytologischer Hinsicht die Merkmale von Drüsenzellen (große Kerne, dichtes Plasma, unter Umständen Oberflächenvergrößerungen durch Wandprotuberanzen).

Einige ausgewählte Beispiele sollen im Folgenden einen Eindruck von den vielfältigen Drüsenstrukturen und -funktionen bei Pflanzen geben.

2.3.5.1 Milchröhren

Manche Pflanzen lassen bei Verletzung Milchsaft austreten. Bekannte Beispiele sind Wolfsmilch-Arten, Löwenzahn, Gummibaum, Schöllkraut und Mohn. Der Milchsaft entspricht dem Zellsaft oder dem dünnflüssigen Plasma weitverzweigter Röhrensysteme im Pflanzenkörper. Diese Systeme bestehen aus typischen, meist großen Absonderungszellen. Ihre ungewöhnlichen Ausmaße beruhen zum Teil auf der Vielkernigkeit (Polyenergidae) von Riesenzellen, die als **ungegliederte Milchröhren** das Parenchym durchwuchern. Solche plasmodialen Milchröhren, die mehrere Meter lang werden können und zu den größten Zellen überhaupt gehören, finden sich bei vielen Euphorbien, beim Oleander und beim Gummibaum (*Ficus elastica*). **Gegliederte Milchröhren** sind dagegen Syncytien. Sie entstehen durch Zellverschmelzung unter Auflösung ursprünglich vorhandener Querwände. Milchröhren dieser Art sind

bei den Mohngewächsen verbreitet (z. B. Schöllkraut, *Chelidonium*, mit gelbem Milchsaft und Schlaf-Mohn, *Papaver somniferum*, dem Lieferanten von Opium, einem morphinhaltigen Alkaloidgemisch), sowie bei den ligulifloren Asteraceen (z. B. *Taraxacum*, *Podospermum*; **Abb. 2.32a, b**; und Lattich [*Lactuca*] dessen Namen auf seinem Milchsaft beruht; lat. *lac*, Milch) und bei vielen Wolfsmilchgewächsen (z. B. Kautschukbaum, *Hevea brasiliensis*).

2.3.5.2 Harzgänge und Sekretbehälter

Während sich Milchsaft in den Milchröhren selbst sammelt, also im Zellinneren, wird das als Harz bzw. Balsam bezeichnete, zähflüssige Gemisch von Terpenoiden (etherischen Ölen) in schizogenen (durch Auseinanderweichen von Zellen entstandenen) Interzellularräumen akkumuliert (**Abb. 2.30**). Diese Harzgänge (-kanäle) sind von Drüsenepithel ausgekleidet. Wie bei Milchröhren handelt es sich auch bei Harzgängen um sehr ausgedehnte, verzweigte Röhrensysteme, die bei Verletzung auslaufen. An der Luft erstarrt Harz zu einem desinfizierenden Wundverschluss.

Harzgänge sind vor allem bei Nadelhölzern verbreitet. Die Harze mancher Arten werden gewerblich verwendet (z. B. Terpentin bzw. Terpentinöl; Kanadabalsam). Bernstein ist fossiles Harz. Bei Angiospermen ist Harzbildung selten.

Etherische Öle werden von vielen Pflanzen gebildet. Oft ist die Produktion aber so gering oder die flüchtigen Sekrete werden so rasch nach außen abgegeben, dass keine besonderen Speicher ausgebildet werden. So enthalten viele Blütenblätter im Cytoplasma ihrer Epidermis- und Mesophyllzellen Tröpfchen etherischer Öle, die bei entsprechender Temperatur durch Verdampfen nach außen entweichen (Blütendüfte von Rosen, Veilchen, Jasmin). Wie sie durch die Plasmamembran gelangen ist jedoch noch nicht wirklich verstanden. Bei manchen Arten kommt es aber doch zu einer Speicherung von dünnflüssigem etherischen Öl in schizogenen oder lysigenen (durch Auflösung von Zellwänden entstandenen) **Ölbe-**

hältern (**Abb. 2.31**). Bekannte Beispiele sind Johanniskraut- (*Hypericum*-) und *Eucalyptus*-Arten mit schizogenen Sekretbehältern sowie die lysigenen Ölbehälter in den Schalen von *Citrus*-Früchten.

2.3.5.3 Köpfchenhaare und Drüsenemergenzen

Am freien Ende von Pflanzenhaaren und Emergenzen sitzen oft einzelne oder mehrere Drüsenzellen (**Abb. 2.32c, d** und **2.16d**). Da die Drüsenzellen (bzw. Drüsengewebe) im Allgemeinen kugelig und dicker sind

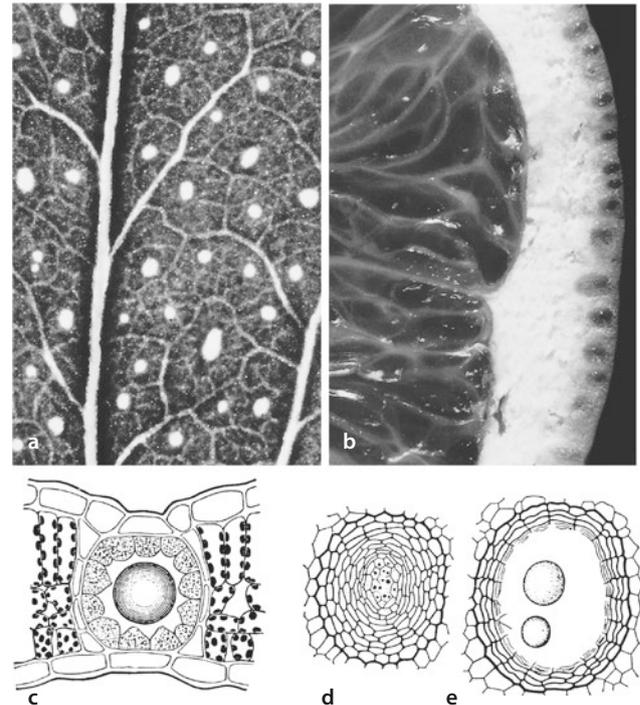


Abb. 2.31 Ölbehälter. **a, c** Schizogene Ölbehälter von *Hypericum perforatum*, Aufsicht (A, 2 ×) und Blattquerschnitt (C, 50 ×). **b, d, e** Ölbehälter in der Außenschicht der Orangenschale (B, 2 ×) und lysigene Entstehung bei *Citrus limon* (D, E, 25 ×). (b nach G. Haberlandt; d, e nach A. Tschirch)

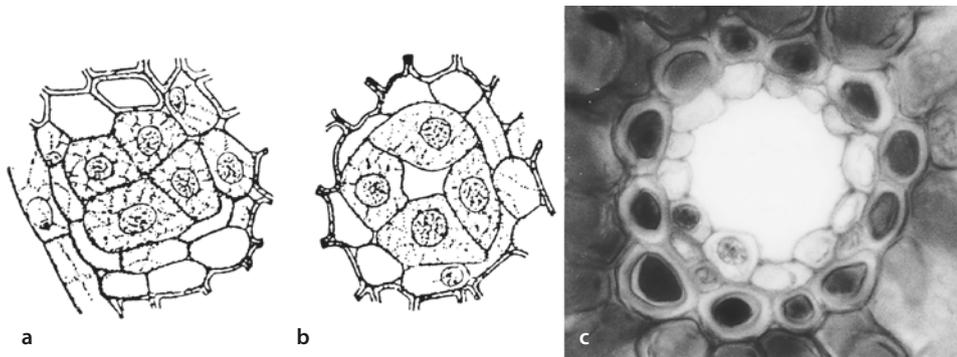
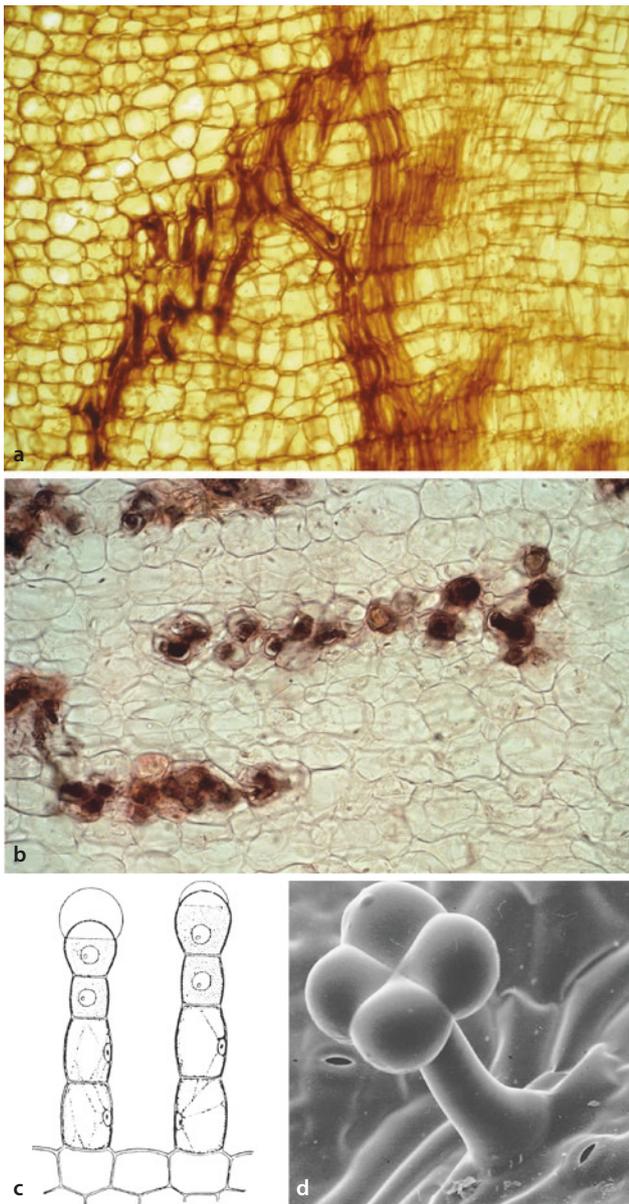
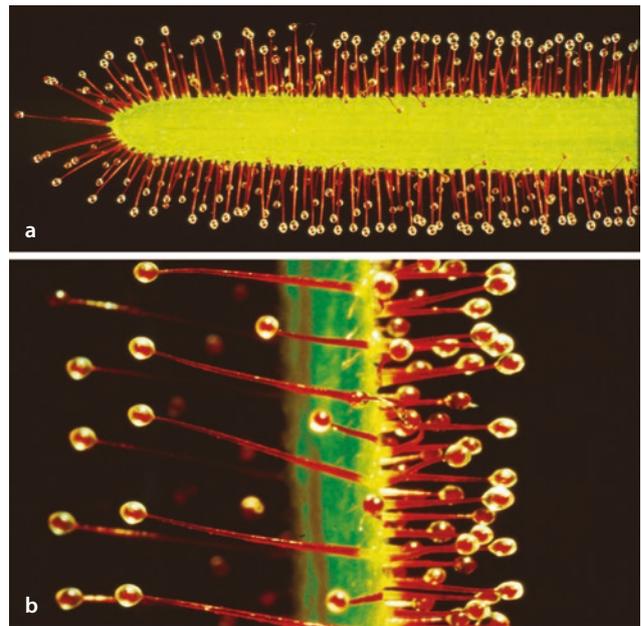


Abb. 2.30 Harzkanäle. **a, b** Schizogene Entstehung eines Harzkanals mit großkernigem Drüsenepithel im Holz der Kiefer. **c** Harzkanal in der Kiefernadel; das Drüsenepithel ist von einer Gewebescheide gegen das Mesophyll abgegrenzt (alle 250 ×). (a, b nach W.H. Brown)



■ **Abb. 2.32** Drüsengewebe und Drüsenhaare. **a, b** Gegliederte Milchröhren der Schwarzwurzel *Podospermum purpureum* im Wurzellängs- und -querschnitt (25 ×). **c** Drüsenhaare vom Blattstiel der Becher-Primel *Primula obconica*; das zwischen Zellwand und Cuticula angesammelte Sekret kann juckende Ekzeme verursachen (80 ×). **d** Drüsenhaar der Pedaliacee *Uncarina* mit vierzelligem Köpfchen (250 ×). (c nach D. von Denffer; d REM-Aufnahme: W. Barthlott)

als der Schaft der Haare/Emergenzen, entsteht der Eindruck von Köpfchen auf schlanken Hälsen, was zur Namensgebung führte. Sitzenden Oberflächendrüsen fehlen die Stielzellen. Das Sekret (häufig ein etherisches Öl) sammelt sich zwischen Zellwand und Cuticula, also außerhalb der Plasmamembran. Die Cuticula hebt sich ab, sodass ein **Sekretraum** entsteht. Reißt die Cuticula



■ **Abb. 2.33** Abscheidung von Fangschleim an den Köpfchen von Drüsenemergenzen beim Sonnentau *Drosera cuneifolia*, einer insektivoren Pflanze (► Exkurs 3.4). Das bilateralsymmetrisch-dorsiventralsymmetrische Blatt von oben **a** und in Seitenansicht **b** (2,5 ×). (Aufnahmen: P. Sitte)

durch Berührung auf, gelangen die Sekrete nach außen und die etherischen Öle verdunsten aufgrund ihres niedrigen Siedepunkts. Daher duften aromatische Pflanzen bei höheren Temperaturen stärker als bei niedrigeren. Es kommen jedoch auch hydrophile Sekrete vor, wie der polysaccharidhaltige Fangschleim beim Sonnentau, *Drosera* (■ **Abb. 2.33**) oder die proteinasehaltige Sekrete von Verdauungsdrüsen bei Insektivoren.

Quellenverzeichnis

- Schmit AC, Nick P (2008) Microtubules and the evolution of mitosis. *Plant Cell Monogr* 143:233–266
 Turing A (1952) The chemical basis of morphogenesis. *Philosoph Trans Royal Soc London, Series B* 237:37–72
 Yoon HS, Golden JW (1998) Heterocyst pattern formation controlled by a diffusible peptide. *Science* 282:935–938

Weiterführende Literatur

- Barlow PW, Lück J (2006) Patterned cell development in the secondary phloem of dicotyledonous trees: a review and a hypothesis. *J Plant Res* 119:271–291
 Bowes BG (2001) *Farbatlas Pflanzenanatomie*. Parey, Berlin
 Braune W, Leman A, Taubert H (2007) *Pflanzenanatomisches Praktikum I*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
 De Smet I, Jürgens G (2007) Patterning the axis in plants – auxin in control. *Curr Opin Genet Dev* 17:337–343
 Kausmann B, Schiewer U (1989) *Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen*. Gustav Fischer, Stuttgart

Long TA, Benfey PN (2006) Transcription factors and hormones: new insights into plant cell differentiation. *Curr Opin Cell Biol* 18:710–714

Nardmann J, Werr W (2007) The evolution of plant regulatory networks: what *Arabidopsis* cannot say for itself. *Curr Opin Plant Biol* 10:653–639

Tucker MR, Laux T (2007) Connecting the paths in plant stem cell regulation. *Trends Cell Biol* 17:403–410

Turner S, Gallois P, Brown D (2007) Tracheary element differentiation. *Annu Rev Plant Biol* 58:407–433